Zellen-studien: Über die Natur der Centrosomen

Theodor Boveri

Zellen-Studien

von

Dr. Theodor Boveri,
Professor an der Universität Würzburg.

Heft 4.

Ueber die Natur der Centrosomen.

Mit 8 lithographischen Tafeln und 3 Textfiguren.

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1900.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Lange Beschäftigung mit den Centrosomen in sehr verschiedenen Tiergruppen hat mich allmählich zu der Ueberzeugung geführt, daß es möglich ist, die mancherlei sich scheinbar widersprechenden Befunde, welche in der Litteratur über diese Bildungen zu Tage getreten sind, bis zu einem gewissen Grade miteinander zu versöhnen und einige Sätze von allgemeinerer Giltigkeit über ihre Morphologie aufzustellen. Zu diesem Behufe soll im folgenden an 4 Objekten der Kreislauf der Centrosomen von einem Punkt ihrer Existenz bis zu dem gleichen Punkt in der nächsten Zellengeneration verfolgt werden, worauf sich durch Vergleichung dieser und anderer, in der Litteratur beschriebener Objekte aus der Verschiedenartigkeit im einzelnen das überall Gleichartige herausheben wird.

Das Bestreben, einen bei der Kern- und Zellteilung so wichtigen Bestandteil unseres Elementarorganismus in allen Phasen seines Bestehens so weit, wie es unsere Untersuchungsmittel nur erlauben, zu analysieren, bedarf keiner Begründung. Doch muß ich gestehen, daß es weniger die bloße morphologische Erkenntnis ist, welche mich in diesem Falle anzieht, als vielmehr die physiologische Bedeutung der Centrosomen, speciell bei der Zellteilung. Schon seit meinen ersten Veröffentlichungen im Jahre 1887 habe ich die Centrosomenfrage wesentlich von dieser Seite behandelt und aus den Geschehnissen in normalen wie in abnormen Zellen physiologische Schlüsse gezogen, auf deren Berechtigung im allgemeinen Teil näher eingegangen werden soll. Gewiß wird hier wie anderwärts, nachdem fürs erste schon der morphologische

Befund eine gewisse physiologische Einsicht gewähren kann, weiterer Fortschritt nur durch das Experiment erreichbar sein, oder richtiger gesagt, durch das Studium in der Natur vorkommender oder künstlich hervorgebrachter Abweichungen von dem normalen Verhalten und der Folgen dieser Abweichungen. Allein hierfür ist eben eine genaue Kenntnis der morphologischen Verhältnisse unerläßliche Vorbedingung. Denn wenn auch die schließliche Entscheidung durch das Experiment geliefert wird, müssen wir doch vor allem wissen, womit wir experimentieren.

Dieses Bedürfnis war es hauptsächlich, was mich veranlaßte, dem Seeigel-Ei eine besonders ausführliche Untersuchung zu widmen. Dieses Objekt steht hinsichtlich der Klarheit und Sicherheit, mit der sich die Centrosomen und ihre Veränderungen demonstrieren lassen, anderen Zellen weit nach. Aber als günstigstes Experimentalobjekt, welches überdies im Leben mehr von den Wirkungen der Centrosomen erkennen läßt als die meisten anderen Zellen, verlangt es die minutiöseste Untersuchung, die sich freilich auch insofern verlohnt, als wir hier einen besonderen Typus der Centrosomenteilung finden, der uns in den Stand setzt, andere sich ferner stehende zu verbinden. — Für die Wahl eines zweiten Objektes, des Ascaris-Eies, waren vor allem historische Gründe maßgebend. Es mußte mit den modernen Hilfsmitteln geprüft werden, was von den alten Befunden an diesem Objekt, das die erste Grundlage für die Centrosomenlehre gebildet hat, noch zu Recht besteht. — Ganz allgemein aber waren, der Natur der Untersuchung gemäß, nur solche Zellen in Betracht zu ziehen, die sich durch ihre Größe und die Größe ihrer Teile auszeichnen, die weiterhin in rascher und nachweisbar normaler Teilung begriffen sind und endlich in so großen Mengen zur Verfügung stehen, daß alle Stadien zur Beobachtung kommen müssen. Solche Zellen sind die Ovocyten und manche Spermatocyten, die Eier und Blastomeren, welche überdies bei vielen Organismen durch die fast absolute Gleichzeitigkeit, mit der sich große Mengen von ihnen zur Teilung bringen lassen, die Möglichkeit gewähren, die Succession der Stadien mit voller Sicherheit zu bestimmen.

Ueberblickt man die neuere Litteratur über die Cytocentren, so zeigt sich, daß sich die Studien auf diesem Gebiet in zwei Richtungen gespalten haben. Die eine sucht die Centrosomen in den — zumeist ruhenden — Zellen des erwachsenen Organismus oder auch des bereits weiter vorgeschrittenen Embryo auf. Sie

fördert unsere Kenntnisse vor allem hinsichtlich des Vorkommens der Centrosomen überhaupt; dann aber ist sie dazu berufen, über die Lage des Centrosoms in der ruhenden Zelle und die Beziehungen, die es geometrisch oder strukturell zu anderen Zellteilen einnimmt, Aufschlüsse zu geben, worüber ja in Zellen, die unmittelbar von einer Teilung zur nächsten schreiten, nichts zu ermitteln ist. Durch Feststellung solcher Beziehungen wird diese Richtung auch physiologische Ergebnisse zu Tage fördern oder wenigstens den Weg zu solchen zeigen können, insofern aus gesetzmäßigen Lageverhältnissen und Verbindungen Schlüsse über die Funktion abzuleiten sind.

Die andere, ältere Richtung der Centrosomenforschnng beschäftigt sich mit Zellen, die in rapider Teilung begriffen sind, wie Eiern und Furchungszellen. Sie sucht die Centrosomen in ihrem ganzen Kreislauf zu verfolgen und, soweit sie kann, ihre Rolle bei der Kern- und Zellteilung und, was damit aufs engste zusammenhängt, bei der Befruchtung zu ermitteln. Dieser Seite wird aber weiterhin auch die Aufgabe zufallen, in der Frage nach der Struktur der Cytocentren das entscheidende Wort zu sprechen. Denn sie hat es mit den größten Zellen zu thun, in denen auch die Centren am größten und am leichtesten zu analysieren sind; außerdem aber steht ihr, nach der Natur ihrer Objekte, der ganze Cyklus in den minimalsten Abstufungen und in vielen Fällen in gesicherter Reihenfolge zur Verfügung, und sie vermag oft, wenn ein Stadium, für sich allein betrachtet, der Deutung Schwierigkeiten bereitet, durch Vergleichung mit den vorausgehenden und folgenden die Lösung zu erbringen. Sich gegenwärtig zu halten, was jeder dieser beiden Zweige zu leisten vermag, wird nicht ohne Nutzen sein; mancher Gegensatz ist dadurch entstanden, daß die eine Richtung Fragen entscheiden zu können glaubte, die in die Kompetenz der anderen gehören.

Es ist mir neuerdings gelungen, wovon unten ausführlicher die Rede sein wird, in den Eiern und Blastomeren von Ascaris die Centrosomen im Leben zu sehen, allerdings nur in denjenigen Stadien, wo sie durch besondere Größe ausgezeichnet sind. Allein auch so ist die Beobachtung für einige Streitfragen von Bedeutung. Denn, wie ich schon früher betonte (17, S. 61), sind die Centrosomen nicht resistente Gebilde, die sich mit Leichtigkeit dem lebenden Zustand entsprechend konservieren lassen; ein Satz, den die seitherigen Veröffentlichungen in der schlagendsten Weise be-

stätigt haben. Wie wechselnd sich das Centrum der Astrosphäre bei verschiedener Konservierung und gar erst unter der so trügerischen Variabilität der Eisenhämatoxylinfärbung darstellen kann, geht daraus hervor, daß, wie es wiederholt vorgekommen ist, dasjenige, was der eine Autor an seinen Präparaten aufs deutlichste sieht, von einem anderen auf Grund anderer Präparate als nicht existierend bezeichnet wird. Es wird eine Hauptaufgabe der folgenden Untersuchungen sein, Gegensätze dieser Art aufzuklären.

Handelt es sich in dem eben Gesagten um Kontroversen der Centrosomenforscher untereinander, so sind diese Autoren kürzlich alle gemeinsam von einem Urteil getroffen worden, welches auf Grund ausführlicher Erörterungen der Botaniker A. Fischer (38) gefällt hat und das sich kurz dahin zusammenfassen läßt, daß es Centrosomen als specifische Gebilde überhaupt nicht giebt, und daß somit auch alles, was über ihre Funktion behauptet worden ist, einfach dahinfällt. Bevor ich die Gründe für dieses Urteil untersuche, halte ich es für ersprießlich, das, was sich als das Allgemeinste und Wesentlichste an der Centrosomenlehre angeben läßt, in den Hauptzügen hierherzusetzen. Ich thue dies mit den Worten, in welche ich im Jahre 1887 (11, S. 153 ff.) meine Ergebnisse zusammengefaßt habe. Obgleich in dieser Darstellung einige Punkte specieller ausgedrückt sind, als wir dies heute, wo wir eine gewisse Variabilität der Phänomene kennen gelernt haben, thun würden, spricht sie das Essentielle meines Standpunktes doch auch jetzt noch vollkommen aus.

„Das Centrosoma, das bisher nur als Polkörperchen der Spindel bekannt war, ist ein selbständiges dauerndes Zellenorgan, das sich, gerade wie die chromatischen Elemente, durch Teilung auf die Tochterzellen vererbt. Es repräsentiert das dynamische Centrum der Zelle; durch seine Teilung werden die Centren der zu bildenden Tochterzellen geschaffen, um die sich nun alle übrigen Zellbestandteile symmetrisch gruppieren. Jedes Tochtercentrosoma zieht die Hälfte des Archoplasmas um sich zusammen und belegt mit Hilfe dieser in Fädchen ausstrahlenden Substanz [1]) die eine Seite eines jeden Kernelements, d. i. das eine der beiden im Mutterelement

---

1) Statt dessen würde man jetzt sagen: Um jedes Tochtercentrosoma entsteht aus gewissen Bestandteilen des Zellkörpers eine Astrosphäre, und es differenzieren sich in manchen Fällen aus dem Kerninhalt ähnliche Fasern, die gleichfalls auf die Centrosomen centriert sind.

vorbereiteten Tochterelemente, mit Beschlag, um dasselbe möglichst nahe an sich heranzuziehen [1]). Indem das noch ungeteilte Element diese Einwirkung von beiden Seiten in gleicher Weise erfährt, wird es möglichst in die Mitte zwischen beiden Centrosomen, gewissermaßen auf die Grenze der von diesen beiden Körperchen beherrschten Gebiete geführt, und so entsteht die chromatische Aequatorialplatte, die durch die Teilung der einzelnen Elemente in zwei parallele Platten zerfällt, welche nun infolge der entgegengesetzt gerichteten Bewegung der beiden Centralkörperchen voneinander entfernt werden [2]). Wie die Aequatorialplatte, so gelangt auch die unter dem Namen der Zellplatte bekannte Scheidewand des Protoplasmakörpers sowie die Einschnürung der Zellenoberfläche in der auf der Verbindungslinie der beiden Centrosomen in deren Mitte senkrechten Ebene zur Ausbildung.

Das Centrosoma ist das eigentliche Teilungsorgan der Zelle, es vermittelt die Kern- und Zellteilung.

Die aktive Thätigkeit des Kernes bei der Teilung besteht lediglich in der Kontraktion des Gerüstes in die kompakten chromatischen Elemente und in der Teilung dieser Körper. Allein dieser Prozeß, so wesentlich er auch ist, würde für sich allein nicht zu einer Kernteilung, sondern nur zu einer Verdoppelung der Zahl der chromatischen Elemente in einem einzigen Kern führen. . . . Für die Entstehung zweier Kerne aus einem einzigen ist es notwendig, daß die durch die Spaltung der chromatischen Elemente gebildeten Tochterelemente so in zwei Gruppen verteilt werden, daß sie beim Uebergang in den Zustand des ruhenden Kernes nicht mehr von einer einzigen Vakuole umschlossen werden können. Diese Trennung geschieht ausschließlich durch die Thätigkeit der Centrosomen und ihrer Archoplasmakugeln.

Am lehrreichsten für die Erkenntnis dieser Beziehungen sind jene wohl stets als pathologisch zu bezeichnenden Fälle, wo mehr als zwei Centrosomen vorhanden sind. . . . Sie führen mich zu dem Schluß, daß sich die Zahl der entstehenden Tochterkerne weder nach der Qualität, noch nach der Quantität der Kernsubstanz richtet, sondern einzig und allein davon abhängt, wie vielen von den vorhandenen Centrosomen es gelingt, sich mit einem Teil der chromatischen Elemente in Verbindung zu setzen und so mit einem der übrigen Centralkörperchen Spindeln zu bilden. Die Kernelemente verhalten sich hierbei genau wie sonst: ein jedes tritt nur mit zwei Polen in Beziehung und teilt sich nicht in so viele Stücke, als Tochterkerne gebildet werden, sondern nur in zwei.

Wie die Kernteilung, so ist auch die Zellteilung eine Funktion der Centrosomen. Es entstehen stets so viele Tochter-

---

1) Wobei allerdings ein gewisser Abstand nicht überschritten wird.

2) Hierzu kann sich noch eine Verkürzung der ziehenden Fasern gesellen, ja diese spielt in manchen Fällen die Hauptrolle.

zellen, als Centrosomen vorhanden sind[1]), und auch, wenn eines dieser Körperchen bei der Kernteilung leer ausgeht, grenzt es einen Teil der Zellsubstanz für sich ab; es entsteht eine kernlose Zelle, die zu Grunde geht[2]).“

Fragt man sich, wie ein bewährter Forscher wie A. FISCHER in einem Buch, dessen allgemeine wissenschaftliche Tendenz bei jedem Cytologen freudige Anerkennung finden wird, dazu kommt, das vorstehend Skizzierte und alles, was sich seit 13 Jahren darauf aufgebaut hat, als Irrtum und Phantasie zu bezeichnen, so werden sich folgende Gründe namhaft machen lassen. FISCHER hat durch seine Versuche festgestellt, daß vieles, was wir an Strukturen in konservierten Zellen finden, wie Körner, Fädchen, ja sogar Strahlungen, durch die Einwirkung der histiologischen Reagentien auf Eiweißlösungen hervorgebracht werden kann. Diese Erfahrungen machen ihn, und bis zu einem gewissen Grade mit vollem Recht, sehr skeptisch gegen alles, was sich, ohne im Leben sichtbar zu sein, als Struktur an konservierten Objekten darstellen läßt. Da nun nach FISCHER der Kreislauf der Centrosomen nur aus konservierten Präparaten zusammengesucht ist, so bürgt nichts dafür, daß es nicht lediglich zufällige, vielleicht artificielle Körnchen, zum Teil aus dem Kern ausgestoßene Nukleolen sind, die dann, wenn sie eine der Theorie günstige Lage einnehmen, als „Centrosomen“ in Anspruch genommen werden. — Man hätte erwarten dürfen, daß ein Autor, der über ein großes, von zahlreichen Forschern gepflegtes Arbeitsgebiet ein solches Urteil fällt, die in Betracht kommenden Objekte genauestens untersucht habe, um sich von der Leichtfertigkeit seiner Vorgänger zu überzeugen. Aus FISCHER's Darstellung läßt sich ersehen, daß ihm diese eigene Erfahrung völlig fehlt. Nur so wird es verständlich, wie er dazu kommt, zu sagen, daß er der herrschenden Deutung seine eigene gegenüberstelle. Denn eine Kenntnis der Dinge selbst, über die er hier schreibt, würde ihn belehrt haben, daß es sich bei dem wesentlichen Inhalt der Centrosomenlehre gar nicht um Deutung handelt. Freilich hätte ihm schon eine genauere Ueberlegung klar machen können, daß er sich mit seinen Erörterungen über unsere Frage auf einem Felde bewegt, das der Kompetenz des Protoplasma-

---

1) Dieser Satz ist, wie ich später gezeigt habe (19), wenigstens für das Seeigel-Ei nur mit gewissen Einschränkungen giltig.

2) Die thatsächlichen Nachweise zu diesen Ausführungen, soweit nicht in dem Aufsatz selbst enthalten, finden sich im II. Heft meiner Zellen-Studien. Weiteres in 12, 16 und 19.

technikers völlig entrückt ist. Wenn wir eine Serie von Zellenpräparaten vor uns haben, die nachweislich genau und lückenlos die successiven Stadien konserviert repräsentieren, welche eine Zelle der gleichen Art von einer Teilung zur nächsten im Leben durchläuft, und wenn wir darin Strukturen finden, die in kontinuierlichen Uebergängen einen höchst sinnvollen Kreislauf darstellen, so muß etwas dem Entsprechendes im Leben vorhanden sein. Dazu kommt noch, daß vieles von diesem Lebenden an manchen Zellen auch sichtbar ist. Schon Mitte der 70er Jahre haben Bütschli und Auerbach, O. Hertwig, Fol, Flemming u. a. in lebenden Eiern die Strahlensonnen beobachtet, in deren Mittelpunkten das konservierte Objekt die Centrosomen zeigt, und ich selbst vermochte 1888 (12) zum ersten Mal an lebenden Eiern und Blastomeren von Seeigeln zu verfolgen, daß die beiden Radiencentren der karyokinetischen Figur aus einem vorher einfachen Centrum durch Teilung hervorgehen. Würde der Protoplasmaforscher zu dem Resultat gelangen, daß die Körperchen, die wir in unseren Präparaten in den Radiencentren finden, nicht so aussehen wie im Leben, so würde er hierin eine gewisse Autorität beanspruchen können; über die Herkunft und Schicksale dieser Körperchen aber steht ihm von seinem Standpunkt aus kein Urteil zu.

Aehnlich verhält es sich mit dem zweiten Argument Fischer's, das seinen Untersuchungen über die Grundlagen der Färbungstechnik entsprungen ist. Auch hier hat er, speciell mit dem, was er über die Eisenhämatoxylinfärbung sagt, in vielen Stücken ganz recht; wie nahe ich hier mit ihm übereinstimme, wird aus dem nächsten Kapitel hervorgehen, das lange vor dem Erscheinen von Fischer's Buch geschrieben war und ja auch nur eine erweiterte Ausführung von früher (17, S. 60 ff.; 46, S. 108) bereits kurz Mitgeteiltem enthält. Aber Fischer übersieht auch hier den Hauptpunkt, daß nämlich die Eisenhämatoxylinfärbung zwar ein sehr wertvolles Hilfsmittel für das Studium der Centrosomen ist, daß aber die Lehre von der Persistenz und den Wirkungen der Centrosomen von dieser und jeder Färbung unabhängig ist; denn alles Prinzipielle ist schon zu einer Zeit festgestellt worden, wo man diese Körperchen ohne jede Färbung studierte.

Das für Fischer wichtigste Motiv zu seinem Zweifel ist wohl darin zu suchen, daß er die Angaben über Centrosomen, die von einigen seiner botanischen Fachgenossen gemacht worden sind, als sehr bedenklich erkannt hat. Auch hierin kann man ihm, be-

sonders auf Grund der wertvollen Untersuchungen, die wir STRASBURGER und seinen Schülern (98) verdanken, voll beistimmen. Es kann kaum mehr bezweifelt werden, daß auf pflanzlichem Gebiet Fälle vorliegen, wo in der Ueberzeugung, was für tierische Zellen gilt, müsse auch für pflanzliche gelten, zufällige Strukturen als Centrosomen beschrieben worden sind. Aber ein ganz ähnlicher falscher Analogieschluß, wie er hier in die Irre geführt hat, findet sich nun auch bei FISCHER selbst, indem er der Meinung ist, daß das, was für ein pflanzliches Objekt widerlegt ist, damit für alle Zellen als irrtümlich erkannt sei. Eine solche irrige Generalisierung mag nahe liegen; die Sicherheit jedoch, mit der wir ihr bei FISCHER begegnen, kann nur aus der auf jeder Seite sich ausprägenden außerordentlichen Unerfahrenheit erklärt werden, mit der er nicht nur den tierischen Objekten, sondern auch dem, was über ihre Centrosomen und deren Wirkung bei der Zellteilung und Befruchtung geschrieben worden ist, gegenübersteht. Ehe man hier weiter mit ihm diskutiert, wird man abwarten dürfen, bis er die notwendigsten Litteraturstudien gemacht haben wird, um überhaupt die Grundlagen zu kennen, auf denen unsere gegenwärtigen Vorstellungen über die Centrosomen und ihre Wirkungsweise ruhen.

Muß sonach diese Kritik als in der Hauptsache gänzlich haltlos abgelehnt werden, so ist die Frage, ob nicht auf Grund anderer Erfahrungen eine Modifikation der herrschenden Anschauungen einzutreten hat. Ich habe hier die speziell von amerikanischen Forschern herrührenden Erfahrungen im Auge, welche auf eine künstliche Erzeugung von Centrosomen hinzudeuten scheinen und von denen vor allem diejenigen MORGAN's über „Künstliche Astrosphären" (84, 85) von Interesse sind. Ich werde im allgemeinen Teil auf diese Erscheinungen einzugehen haben; hier genüge die Bemerkung, daß meines Erachtens durch die in Rede stehenden Beobachtungen und Versuche, ihre volle Richtigkeit vorausgesetzt, nur bewiesen wird, daß Strahlungen im Protoplasma auch auf andere Reize als die von Centrosomen ausgehenden entstehen können, und daß solche Pseudosphären unter Umständen mit den echten in Struktur und Wirkungsweise eine über alle Erwartung gehende Uebereinstimmung zeigen. In der Sphärenlehre also werden diese Erfahrungen zu reformieren haben und manchen Theorien ein Ende bereiten. Aber eine zur normalen Zellvermehrung nötige Eigenschaft fehlt den künstlichen Astrosphären durchaus: die regulierte Zahl, und hier scheint

mir eben der Punkt zu sein, wo die Centrosomen als specifische durch Zweiteilung sich vermehrende Gebilde ihre Unerläßlichkeit dokumentieren [1]).

Ich halte somit die Möglichkeit, daß sich Centrosomen irgendwo aus indifferentem Protoplasma differenzieren könnten, nach wie vor für höchst unwahrscheinlich und werde in dieser Ueberzeugung auch nicht erschüttert durch die kürzlich veröffentlichten Versuche von J. LOEB (78), welche im Zusammenhang mit denen MORGAN's der Annahme einer durch chemische Einwirkung möglichen Erzeugung von Centrosomen besonders günstig erscheinen könnten. LOEB hat gefunden, daß sich unbefruchtete Seeigel-Eier zu normalen Larven entwickeln, wenn man sie auf etwa 2 Stunden in eine Mischung einer $^{20}/_{8}$ Normallösung von $MgCl_2$ mit gleichen Teilen Seewasser und dann wieder in reines Seewasser bringt. Was hierbei im Ei vorgeht, darüber macht LOEB keine Angaben. Nach den Anschauungen, die ich über das Wesen der Befruchtung ausgesprochen habe (11, 16), steht diese Entdeckung LOEB's mit der Frage nach einer Neubildung von Centrosomen in so engem Zusammenhang, daß eine kurze Besprechung hier am Platze sein dürfte. So wichtig und aussichtsreich die Versuche von LOEB sind, so anfechtbar scheinen mir die Schlüsse zu sein, die er daraus gezogen hat. Dies wird sich zeigen lassen, ohne daß man einstweilen etwas von den feineren Vorgängen weiß, die die Einwirkung seiner Lösung im Ei hervorruft [2]). LOEB kommt zu dem Resultat, daß bei dem Befruchtungsprozeß nicht die Nukleine, sondern die Ionen des Spermatozoon das Wesentliche sind: bringt man zu dem unbefruchteten Ei diese bestimmten Ionen, indem man dem Wasser gewisse Salze zusetzt, so vermögen sie das Spermatozoon zu ersetzen. — Verweilen wir einen Augenblick bei der negativen Seite dieses Ergebnisses, so

1) Man möge dies nicht mißverstehen. Ich bin, wie ich von Anfang an (11) betonte, nicht der Meinung, daß der von den Centrosomen abhängige Teilungsmechanismus nicht durch andere Mechanismen vertreten sein könne. Aber wo die Teilung an diese specifischen Organe geknüpft ist, da können sie, meines Erachtens, nicht durch artificielle Differenzierungen ersetzt werden.

2) Ich habe vor kurzem bei einem Aufenthalt an der russischen zoologischen Station in Villafranca versucht, die LOEB'schen Experimente zu wiederholen, um dabei zu ermitteln, in welcher Weise sich die Teilungsfigur im Ei ausbildet. Es gelang mir aber weder bei Strongylocentrotus- noch bei Sphaerechinus-Eiern, parthenogenetische Entwickelung zu erzielen.

darf ich bemerken, daß ich die Bedeutungslosigkeit der „Nukleine" (Kernsubstanzen) für die Befruchtung schon vor mehr als 10 Jahren für das Seeigel-Ei nachgewiesen habe, indem ich zeigte, daß einerseits bei Anwesenheit eines Spermakerns der Eikern entbehrlich ist (14), andererseits bei Anwesenheit eines Eikerns der Spermakern gelähmt sein kann, ohne daß die Entwickelung beeinträchtigt ist (12)[1]).

Was nun die positive Seite von Loeb's Schlußfolgerung anlangt, so geht er stillschweigend von der Voraussetzung aus, daß die Entwickelung des Eies in seinem Experiment genau so durch die Wirkung der Salzlösung veranlaßt wird, wie bei der Befruchtung durch die Wirkung des eindringenden Spermatozoon. Diese Voraussetzung ist jedoch vorläufig nicht begründet. Denn wie, um einen Vergleich zu gebrauchen, ein an einem Abhang stehender eingehemmter Wagen sowohl durch einen vorgespannten ungehemmten Wagen von genügender Masse, als auch durch Lösung seiner Hemmung in Bewegung gesetzt werden kann, ebenso ist, um die Teilung des Eies einzuleiten, gleichfalls ein doppelter Modus denkbar: 1) daß ein gehemmter Teilungsapparat des Eies zur Thätigkeit angeregt und 2) daß ein neuer hineingebracht wird. Bei der Befruchtung ist nach der von mir (11) und in ähnlicher Weise von Vejdovsky (100) aufgestellten Theorie das letztere der Fall; das Spermatozoon, das nebenbei unter Umständen auch gewisse Hemmungen löst (vgl. 16, S. 432), bringt ein Centrosoma, d. i. einen neuen Teilungsapparat in das Ei und ersetzt dadurch denjenigen des Eies. Daß es dieses letzteren zur Entwickelung nicht bedarf, habe ich durch meine Versuche über die Befruchtung und Entwickelung rein protoplasmatischer Eifragmente bewiesen (14, 18).

Wenn also Loeb mit der Behauptung, daß gewisse Ionen genau so wirken wie ein Spermatozoon, recht haben sollte, so würde dies, meiner Meinung nach, heißen, daß die Ionen ein Centrosoma von der Qualität eines Spermacentrosoms, oder daß sie 2 Furchungscentrosomen, wie sie dem sich teilenden Ei zukommen, im Eiprotoplasma hervorrufen können. Es würde sich dann bei seinem Experiment, wie bei den Morgan'schen Versuchen, die ja mit dem gleichen Salz angestellt sind, um die

1) Eine zusammenfassende Darstellung dieser Versuche und ihrer Bedeutung habe ich in meinem Aufsatz Befruchtung (16, S. 424—433) gegeben.

Erzeugung künstlicher Astrosphären handeln, nur mit dem fundamentalen Unterschied, daß dieselben in LOEB's Versuch in der Zahl, in der sie auftreten, und in allen Qualitäten vollkommen denen entsprechen, die wir sonst durch Teilung ihrer Centren von einer Zellengeneration auf die nächste überliefert sehen.

Allein es besteht noch eine zweite, von LOEB außer acht gelassene Möglichkeit. Schon 1887, als ich meine Auffassung vom Wesen der Befruchtung zum ersten Mal darlegte, habe ich für die Parthenogenese die Annahme aufgestellt, daß bei dieser selbständigen Entwickelung des Eies die sonst eintretende Rückbildung des Eicentrosoma unterbleibe. Könnte nun nicht die LOEB'sche Parthenogenese des Seeigel-Eies in dieser Weise zu erklären sein? Es liegen ja gerade für das Seeigel-Ei verschiedene Erfahrungen vor, welche mit Entschiedenheit dafür sprechen, daß hier ein „Ovocentrum" vorhanden ist. Ich citiere hierzu einen Satz, den ich vor 3 Jahren geschrieben habe (19, S. 6): „Aus den Erscheinungen, die O. und R. HERTWIG und besonders neuerdings R. HERTWIG und ZIEGLER .... festgestellt haben, geht mit aller Sicherheit hervor, daß diesem Kern (dem Eikern im Seeigel-Ei) ein Centrosoma beigesellt ist[1]. . . ." Bei der Befruchtung spielt dieses Ovocentrum allem Anschein nach gar keine Rolle; gewisse Reize aber (R. HERTWIG, 64, ZIEGLER, 109, BOVERI, 19) bringen es zu einer Wirksamkeit, die freilich in den bisherigen Experimenten eine sehr beschränkte war. Immerhin scheint es mir nach diesen Erfahrungen vorläufig das Nächstliegende zu sein, die LOEB'schen Versuche in der Weise zu erklären, daß der veränderte Salzgehalt des Wassers das Ovocentrum zur Aktivität anregt, oder vielleicht richtiger, daß die Versetzung in die LOEB'sche Mischung das Eiprotoplasma in eine Verfassung bringt, daß das Ovocentrum wirken kann. Ist diese Erklärung richtig, so hat, trotz des gleichen Endresultates, die Wirkung des $MgCl_2$ mit der des Spermatozoon gar nichts gemein[2].

Ich muß mich damit begnügen, diese Vermutung hierher zu setzen. Gelingt der LOEB'sche Versuch an hinlänglich durchsich-

1) In welcher Form dieses Ovocentrum vorliegt, braucht hier nicht weiter erörtert zu werden. S. hierüber Abschnitt C, Kapitel VII, b.

2) Es mag nebenbei bemerkt sein, daß GREEFF (47) schon im Jahre 1876 beobachtet hat, daß bei Seesternen gelegentlich, und zwar ohne jede experimentelle Beeinflussung, Parthenogenese vorkommt.

tigen Eiern, so wird es nicht schwer sein, nachzuweisen, wie es sich verhält, und es wird sich dann zeigen, ob die Bedeutung des Experiments eine so revolutionäre ist, wie der Autor annimmt.

Wir stehen in der Centrosomenfrage gegenwärtig in einer Periode der Reaktion. Nachdem die Bedeutung dieser Gebilde, sowohl was Verbreitung wie Funktion anlangt, von manchen Seiten sehr stark überschätzt worden ist, zeigen uns Erscheinungen, wie das FISCHER'sche Buch und die Vorstellungen einiger amerikanischer Forscher, den nach meiner Meinung nicht minder verfehlten Rückschlag. Aus diesen Extremen und in diesem Widerstreit wird sich allmählich eine richtige Bewertung herausbilden.

Es geht schon aus dem Titel dieser Arbeit hervor, daß der Gegensatz, in welchem meine Erfahrungen und Anschauungen über die Cytocentren zu denen M. HEIDENHAIN's stehen, hier noch einmal zu erörtern ist, und daß ich also auf die Schriften HEIDENHAIN's von 1897 (55, 57), soweit sie unseren Gegenstand betreffen, werde einzugehen und auf seine Einwände gegen meine Auffassung werde zu antworten haben. Diese Erwiderung wird eine lediglich sachliche sein, und man erwarte nicht, daß ich das, was es diesem Autor gefallen hat, über mich und meine Untersuchungen zu sagen, anders als durch Konstatierung des Sachverhaltes beantworten werde. Wer das im folgenden an Thatsachen Niedergelegte gelesen haben wird und mit meinen früheren Arbeiten bekannt ist, der ist in der Lage, die Berechtigung und den Charakter der Angriffe M. HEIDENHAIN's zu beurteilen. Ueber diese Art von Polemik ein weiteres Wort zu verlieren, darauf glaube ich verzichten zu dürfen.

Abschnitt A.

Zur Kritik der Eisenhämatoxylin-Färbung. Künstliche Centralkörperchen.

Die folgenden Betrachtungen machen nicht den Anspruch, zur Theorie der histiologischen Färbungen etwas beizutragen; immerhin dürften die zu schildernden Thatsachen bei denjenigen Forschern, die jenem Problem nachgehen, einige Beachtung verdienen. Was

ich hier beabsichtige, ist lediglich, darauf aufmerksam zu machen, welche Vorsicht bei der Deutung der Eisenhämatoxylinbilder, speciell für die Darstellung der Centrosomen, geboten ist.

Der Reiz und große Wert der Eisenhämatoxylinfärbung liegt darin, daß man mit ihrer Hilfe imstande ist, gewisse Elemente des mikroskopischen Bildes, die auf andere Weise nur wenig oder bei besonderer Kleinheit gar nicht mehr unterscheidbar sind, in tiefer Schwarzfärbung aus einer fast farblosen Umgebung mit einer nicht zu überbietenden Schärfe hervortreten zu lassen.

Freilich enthält diese extrem scharfe Differenzierung auch einige unmittelbare Nachteile, nämlich einmal, daß alle in den schwarz gefärbten Teilen vielleicht noch vorhandenen Strukturen verschwinden müssen[1]), zweitens aber, daß alle nicht oder auch vermittelst einer Vor- oder Nachtinktion anders gefärbten Strukturen der Umgebung um so weniger gut hervortreten. Besonders in der unmittelbaren Nachbarschaft des schwarz gefärbten Bereiches macht der Kontrast nach meinen oft wiederholten Erfahrungen eine Analyse viel schwieriger, als wenn die Eisenhämatoxylin-Färbung unterblieben ist, und es dürfte hauptsächlich diesem Umstande zuzuschreiben sein, daß Kostanecki und Siedlecki (73) im Ascaris-Ei die wirkliche Grenze des Centrosoms vollkommen übersehen konnten.

Doch ist dieser Umstand bei der Beurteilung von Eisenhämatoxylin-Präparaten von viel geringerer Bedeutung als eine andere Erscheinung, welche ganz unabhängig von der Schärfe des Sehens zu Täuschungen führen muß und vielfach schon geführt hat. Wer sog. gelungene Eisenhämatoxylin-Präparate ohne genauere Prüfung der Methode betrachtet, dem wird ihre ungemeine Klarheit und Schärfe die Ueberzeugung erwecken, daß in den schwarz gefärbten Teilen des Präparates celluläre Elemente dargestellt seien, die, von ihrer Umgebung hochgradig different, durch eine äußerst scharfe Grenze von ihr abgesetzt sind; ja es scheint die Eisenhämatoxylin-Färbung, was Klarstellung einer Grenze anlangt, jedes andere Färbungsverfahren weit zu übertreffen. Allein einige Aufmerksamkeit bei öfterer Anwendung des Farbstoffes muß diese Zuversicht alsbald erschüttern.

1) Es ist deshalb sonderbar, wenn Autoren, welche Centrosomen lediglich mit Eisenhämatoxylin als durch und durch schwarze Kugeln dargestellt haben eine weitere Struktur derselben in Abrede stellen.

Das Eisenhämatoxylin-Bild kommt bekanntlich in der Weise zu stande, daß nach der Hämatoxylin-Behandlung zunächst alle Teile des Präparates, soweit sie sich überhaupt imbibieren, vollkommen schwarz sind, und daß dann in der Eisenlösung einzelne sich rasch, andere sehr langsam entfärben, so daß schließlich das Bild einzelner aus hellem Grunde intensiv schwarz hervortretender Figuren entsteht. Für diese verschiedene Schnelligkeit der Entfärbung mögen zum Teil chemische Unterschiede zwischen den einzelnen Zellenbestandteilen in Betracht kommen, gewiß aber ist dieselbe in hohem Maße davon abhängig, ob der eingelagerte Farbstoff für die ihn auswaschende Eisenlösung leichter oder schwieriger zugänglich ist.

Wie bestimmend dieses Moment ist, dafür führe ich einen groben, aber darum gerade besonders klaren Fall an, den übrigens jeder, der Ascaris-Eier schneidet, sich leicht zur Anschauung bringen kann. Diese Eier haben auf der Außenseite ihrer Schale eine Substanzlage, die in vielen Farbstoffen, z. B. in Karmin und Hämateïn, eine intensive Färbung annimmt. Auch in Eisenhämatoxylin bleibt diese Oberflächenschicht zunächst schwarz[1]), entfärbt sich jedoch früher als das Chromatin und die Centrosomen, wenn auch an verschiedenen Stellen verschieden rasch. Nur da, wo zwei Eischalen einander berühren, geht die Entfärbung viel langsamer von statten, und man erhält so auf einer gewissen Entfärbungsstufe ein Bild, wie es in Fig. 16 (Taf. I) dargestellt ist, wo die Berührungsfläche zweier Eischalen durch einen schwarzen scheibenförmigen Fleck — im Durchschnitt eine kurze dicke Linie — markiert ist, während alle übrigen Teile schwach gefärbt oder bereits ganz farblos sind. Untersucht man ein solches Präparat mit starker Vergrößerung, so zeigt sich, daß genau, soweit die beiden Schalen aneinander stoßen, die erwähnte Oberflächenschicht einer jeden Schale den Farbstoff festgehalten hat, während er im übrigen Bereich vollkommen ausgewaschen ist.

Man könnte vermuten, daß an der Berührungsstelle zweier Schalen jene Oberflächenschicht bei der Härtung chemisch besonders modifiziert werde, so daß sie nun den Farbstoff fester binde. Dagegen spricht einerseits das Verhalten gegenüber anderen Farbstoffen, welche die Schicht stets gleichmäßig um das ganze

1) Die eigentliche Schale nimmt in Eisenhämatoxylin nur einen blaß-bräunlichen Ton an, der beim Ausziehen sofort vollständig verschwindet.

Ei herum tingieren, mag der Farbstoff nur wenig oder stark ausgezogen sein. Ganz ausgeschlossen aber wird eine solche Annahme durch folgende Thatsache. Wenn man die in ihrer Eiröhre gehärteten Eier später durch Zerklopfen voneinander isoliert und nun schneidet, so entfärben sie sich ringsum so, wie sonst an den freien Flächen, während unter der gemachten Voraussetzung, daß an der Berührungsfläche eine besonders modifizierte Oberflächenschicht vorläge, die den Farbstoff länger halten würde, diese auch nach der Isolation noch durch stärkere Färbbarkeit ausgezeichnet sein müßte. Umgekehrt zeigen Eischalen, die nach der Härtung während der weiteren Präparation deformiert worden und dadurch in größerer Ausdehnung miteinander in Berührung gekommen sind, jene intensive Färbung nunmehr genau so weit, als sie sich jetzt berühren. Die längere Bindung des Farbstoffes an den Berührungsflächen kann demnach nur so erklärt werden, daß die auswaschende Eisenlösung hier nicht so rasch und intensiv wirken kann wie an den freien Flächen, indem offenbar die eigentliche Schalensubstanz, zwischen welche die sich berührenden Oberflächenschichten gewissermaßen eingepreßt sind, sehr wenig durchlässig ist.

Allgemein aber führt uns diese Thatsache zu dem Resultat: ein Eisenhämatoxylin-Bild mit schärfstem Gegensatz gefärbter und ungefärbter Stellen kann dadurch bedingt sein, daß an einer Stelle ein rein mechanisches Hindernis die Entfärbung, die an anderen chemisch und strukturell ganz gleichwertigen Stellen sich ohne Schwierigkeit vollzieht, verhindert. Indem die Entfärbung an den Stellen, wo die Eisenlösung direkt zutritt, sehr rasch und vollkommen von statten geht, üben Behinderungen für das Hinzutreten der differenzierenden Flüssigkeit, die bei anderen Färbungen gar nicht in Betracht kommen, den größten Einfluß aus.

Auf solche Weise können auch im Innern von Zellen und Geweben Trugbilder verschiedener Art entstehen, wovon unten noch einiges zu erwähnen sein wird. Vor allem aber sei nun hier auf eine gerade für Centrosomen-Untersuchungen wichtige Erscheinung aufmerksam gemacht, die mit der dargelegten Eigenschaft der Eisenhämatoxylin-Methode eng zusammenhängt und die ich als die „Erscheinung der konzentrischen Entfärbung“ bezeichnen will [1]).

1) Einiges hierüber ist bereits in der Arbeit meines Schülers, des Herrn Dr. E. Fürst (46), mitgeteilt.

Verfolgt man die Entfärbung eines Schnittes mit stärkerer Vergrößerung, so kann man unter Umständen wahrnehmen, daß sich die oberflächlichen Schichten etwas rascher entfärben als tiefere. Doch treten hierbei schließlich nur selten größere und störende Differenzen auf, weil der Schnitt z. B. durch eine Zelle einen schwammigen Bau besitzt und so die Differenzierungsflüssigkeit sehr rasch in die Tiefe dringen und alle Teile ziemlich gleichmäßig umspülen kann.

Viel ausgeprägter zeigt sich die in Rede stehende Erscheinung im Kleinen an gewissen Zellbestandteilen, vor allem an den Centrosomen. Ich verweise zunächst auf Figg. 7—10, 11—13 (Taf. I), welche Spermatocyten von Ascaris, und Figg. 73, 74, 87—89 (Taf. VI), welche Ascaris-Eier und Furchungszellen darstellen. Figg. 7—10 und 74, 87 zeigen die Centrosomen in ihrer richtigen Größe, so wie sie an ungefärbten, in Wasser untersuchten Präparaten oder mit anderen Färbungsmitteln erscheinen. Läßt man nun auf ein solches Präparat die Eisenlösung länger einwirken, so entstehen allmählich die Bilder der Figg. 11—13 bezw. 73 und 88—89b.

„Es wird dabei" — wie schon E. Fürst (46) diese Verhältnisse beschrieben hat — „die schwarze Kugel successive kleiner, und man kann, von der . . . wirklichen Größe an, jede beliebige Größe bis zu einem kaum mehr wahrnehmbaren schwarzen Pünktchen erreichen." Wie bereits dort mitgeteilt, habe ich ein und denselben Schnitt in 5 verschiedenen Etappen immer weiter extrahiert, wobei die schwarz gefärbte Kugel successive kleiner wurde, aber immer annähernd rund und aufs schärfste begrenzt blieb. „Dieser Umstand, daß die Eisenlösung den Lack nicht diffus aus den Centrosomen extrahiert, sondern in konzentrischen Schichten nach und nach sozusagen wegfrißt, ist es, der den Beobachter so leicht zu der Meinung verleiten kann, daß er in dem jeweils schwarz gefärbten Bereich ein reales Gebilde der Zelle vor sich habe. Denn nichts sieht mehr Vertrauen erweckend aus, als eine intensiv schwarz gefärbte, scharf begrenzte Stelle in einer entfärbten Umgebung. Trotzdem handelt es sich in diesen verkleinerten schwarzen Kugeln um Artefakte; sowie man noch weiter entfärbt, bleibt an der früheren Begrenzungsfläche keine irgendwie nachweisbare Struktur übrig, welche berechtigen würde, gerade hier die Grenze des Centrosoms zu setzen."

Auch andere Teile der Zelle zeigen diese Erscheinung, sehr deutlich z. B. die Chromosomen. Vergleicht man die 4 Bilder

Fig. 87—89b (Taf. VI), so sieht man, wie genau parallel der konzentrischen Entfärbung und scheinbaren Verkleinerung der Centrosomen eine solche der Chromosomen sich vollzieht, so daß diejenigen der Fig. 89b nur noch den halben Durchmesser von denen der Fig. 87 zu besitzen scheinen. In Fig. 89a und 89b ist ein und dasselbe Präparat auf zwei sehr nahe bei einander liegenden Entfärbungsetappen abgebildet; schon hier ist von einem zum anderen die Abnahme in den Dimensionen der Chromosomen sehr deutlich.

Ich denke, daß schon die bisher angeführten Thatsachen überzeugend genug sind; doch sei noch ein besonders frappanter Fall angeführt, bei dem jeder Zweifel, daß es sich um eine artificielle Verkleinerung handelt, ausgeschlossen ist. Fast stets findet man an den Schnitten durch befruchtete Seeigel-Eier, wenigstens auf den Anfangsstadien, der Dotterhaut außen einige nicht eingedrungene Spermatozoen anhängen. In der Regel zeigen dieselben das Bild der Fig. 14a, b, c (Taf. I); der Kopf (Kern) ist intensiv schwarz, höchstens die Spitze etwas heller, das Mittelstück tief dunkelgrau und fast stets einheitlich und homogen. Ist dagegen das Präparat stärker entfärbt, so kann man Bilder erhalten, wie sie in Fig. 14d—f gezeichnet sind. An Stelle von Kopf und Mittelstück sieht man 3 oft aufs schärfste begrenzte schwarze Punkte, einen größeren, länglich-kegelförmigen, der dem Kopf entspricht, und in der Verlängerung seiner Längsachse 2 bald größere, bald kleinere quer gestellte, die im Mittelstück ihre Lage haben. Die Bilder sind etwas variabel, was hauptsächlich durch die wechselnde Lage bedingt zu sein scheint. An manchen Spermatozoën zeigt sich dem Mittelstück entsprechend ein queres Stäbchen (Fig. 14g); sieht man in der Richtung der Spermatozoenachse, so erhält man gewöhnlich das Bild der Fig. 14h. Daß nun der kegelförmige schwarze Bereich im Kopf nicht den ganzen Spermakern repräsentiert, ist klar; des weiteren wird niemand annehmen, daß in diesem Kern eine centrale Differenzierung von der abgebildeten Form vorhanden sei. Ueberdies wird dies dadurch ausgeschlossen, daß der schwarze Fleck je nach dem Grade der Entfärbung verschieden groß ausfällt. Wir haben es also hier sicher mit einem reinen Kunstprodukt als Folge konzentrischer Entfärbung zu thun. — Wie geringe Unterschiede nur nötig sind, um den Färbungseffekt sehr verschieden zu gestalten, geht daraus hervor, daß der Kopf eines eingedrungenen Spermatozoon, welcher dem gleichen Ei und gleichen Schnitt angehört wie die eben be-

sprochenen, und ebenso die freien Köpfe benachbarter Schnitte des gleichen Objektträgers vollkommen schwarz sind.

Schon an den **freien** Spermaköpfen ist es, wenn sie oberflächlich entfärbt sind, schwierig, im Balsampräparat ihre Begrenzung festzustellen. Denkt man sich nun ein solches Gebilde in eine ihm ziemlich gleichartige Umgebung versetzt, so wird es fast unmöglich sein, seine wahre Grenze zu bestimmen, und man wird, wo andere Kriterien fehlen, nur zu leicht geneigt sein, sie dahin zu verlegen, wo die Schwarzfärbung aufhört.

Noch in anderer Beziehung sind die fraglichen Präparate lehrreich. Die starke Entfärbung läßt in dem Mittelstück ein Doppelkörperchen zum Vorschein kommen. Die Bedeutung dieses Befundes kann hier unerörtert bleiben; jedenfalls muß ihm eine reale, wenn auch vielleicht durch das Absterben deutlicher werdende Struktur zu Grunde liegen. Vielfach sind im Mittelpunkt von Astrosphären solche Doppelkörperchen darstellbar, und es wird von manchen Seiten behauptet, daß sie nicht Einschlüsse eines größeren Körperchens seien, sondern direkt in die „Sphäre" eingelagert. Findet sich an ihrer Stelle ein größerer Bereich schwarz gefärbt, so bezeichnet z. B. HEIDENHAIN dies als eine Verklumpungsfigur. Ich bezweifle nun keineswegs, daß in manchen Fällen dadurch, daß zwei dicht benachbarte Körperchen den zwischen ihnen abgelagerten Farbstoff der differenzierenden Flüssigkeit schwer zugänglich machen, ein scheinbar einheitliches Gebilde vorgetäuscht wird; daß jedoch nicht alle derartigen Bilder so zu deuten sind, zeigt das Mittelstück des Seeigel-Spermatozoon. Denn daß der größere einheitliche Körper, den man bei stärkerer Eisenhämatoxylin-Färbung erhält, ein reales Gebilde ist, lehrt die Beobachtung im Leben. So bin ich der Ueberzeugung, daß überall da, wo in einer Sphäre an Stelle zweier kleiner Körnchen ein beträchtlich größerer Bereich schwarz gefärbt werden kann, diesem Verhalten eine besondere Struktur zu Grunde liegen muß.

Auch an den Spindelfasern und Polradien habe ich gelegentlich die Erscheinung der konzentrischen Entfärbung konstatiert. Zu einer Zeit, wo dünne Radien bereits ganz entfärbt sind, können dickere noch durch scharfe intensiv schwarze Linien markiert sein, so daß man unter Umständen zu der Meinung verleitet werden kann, Bildungen von zweierlei Art vor sich zu haben.

Zu erklären scheinen mir diese Thatsachen so zu sein, daß die Eisenlösung nur sehr langsam ins Innere der genannten Zellbestandteile vordringen kann und so zuerst den peripheren Schichten

die Farbe entzieht, erst allmählich den tieferen. Ja, die ungemein scharfe Grenze, bis zu welcher die Entfärbung an den Centrosomen und Chromosomen jeweils vorgedrungen ist, so daß volle Farblosigkeit direkt an intensivstes Schwarz stößt, könnte vielleicht dafür sprechen, daß gerade in der Imprägnation mit dem ohne Zweifel sehr dichten Farbstoff ein Hindernis für das Eindringen der Eisenlösung gegeben ist, so daß dieselbe nur immer an der jeweiligen Grenze ihre auflösende Wirkung entfalten kann.

Von Wichtigkeit ist es nun, daß die besprochene konzentrische Entfärbung nicht immer und überall eintritt, sondern daß auch eine diffuse vorkommt, wobei der schwarze Bereich, ohne sich zu verkleinern, allmählich blasser wird. Diese Art der Entfärbung findet sich nach den Angaben meines Schülers, Prof. F. M. Mac Farland (79) stets an den Centrosomen der Ovocyten von Diaulula. Aber auch an Objekten, die sonst in ausgeprägtester Weise die konzentrische Entfärbung darbieten, wie an den Centrosomen der Ascaris-Spermatocyten, habe ich bei ganz gleicher Konservierung manchmal diffuse Entfärbung erhalten, wie Figg. 1—6 (Taf. I) lehren, wo die Centrosomen einen blassen grauen Ton zeigen und nur die Centralkörner schwarz geblieben sind. Da sich diese diffuse Entfärbung nur an Präparaten fand, die längere Zeit in Kanadabalsam eingeschlossen gewesen waren und dann wieder weiter entfärbt wurden, so mag es sein, daß diese Zwischenprozeduren einen Anteil an ihrem Zustandekommen haben. Intensiver habe ich mich um die Aufklärung dieser Verschiedenheiten, wie auch noch anderer zwischen der konzentrischen und diffusen Entfärbung in der Mitte stehender Entfärbungseffekte nicht bemüht.

Bei dieser Gelegenheit sei noch, um das Kapriziöse der Eisenhämatoxylin-Färbung weiterhin zu illustrieren, bemerkt, daß mir an Ascaris-Eiern, die in Alkohol-Essigsäure konserviert waren — eine Konservierung, welche im allgemeinen bei Eisenhämatoxylin-Behandlung eine vorzügliche Färbung der Centrosomen gestattet — ein Fall vorgekommen ist, in dem die Centrosomen bei dem ersten Auswaschen schon die Farbe vollständig abgeben, so daß auf einem Entfärbungszustand, wo das Protoplasma noch grau, die Chromosomen in voller Größe schwarz gefärbt sind, die Centrosomen sich in dem Grad ihrer Tinktion von der Umgebung nicht unterscheiden.

Das Gesagte genügt, um zu zeigen, wie variabel die Eisenhämatoxylin-Färbung schon unter normalen Verhältnissen ausfallen

kann und mit welchen Kunstprodukten man bei ihrer Anwendung zu rechnen hat. Die herrschende Meinung scheint die zu sein, daß stark entfärbte Präparate die zuverlässigsten seien. Das hier Mitgeteilte lehrt, daß in vielen Fällen das Gegenteil richtig ist. Jedenfalls zeigen meine Erfahrungen, daß es ganz unzulässig ist, bis zu einem beliebigen Grad zu extrahieren und das so gewonnene Bild ohne weiteres als dem wirklichen Verhalten entsprechend anzusehen; vielmehr ist es für jedes neu zu studierende Objekt, abgesehen von der Kontrolle durch andere Methoden, unerläßlich, durch Entfärbung in Etappen die Wirkungsweise des Verfahrens zu erproben. Sowohl die frühesten Entfärbungsstufen sind zu prüfen, damit man sicher ist, ob nicht durch weiteres Auswaschen künstliche Verkleinerungen entstehen, als auch die Auswaschung successive bis zu fast völliger Entfärbung zu treiben, um festzustellen, ob in dem schwarz gefärbten Gebilde nicht noch feinere Strukturen enthalten sind.

Daß die Nichtbefolgung dieser Forderungen zu irrigen Vorstellungen über die Centrosomen führen muß, lehrt die Arbeit von Kostanecki und Sidlecki über das Ascaris-Ei (vgl. die Arbeit vor Fürst [46] und das unten über diesen Gegenstand Gesagte). Neben den künstlich verkleinerten Centrosomen dieser Autoren können aber noch andere Trugbilder vorkommen. So muß in Fällen, wo ein sich teilendes Centrosom Hantelform annimmt, bei konzentrischer Entfärbung, der dünnere Stiel zuerst alle Farbe verlieren, und das Bild zweier anscheinend bereits voneinander getrennter Centrosomen entstehen.

Diese Erscheinung der scheinbaren Diskontinuität habe ich im Groben sehr schön an eigentümlichen Ballen von fettartig aussehenden, im allgemeinen kugeligen Körpern beobachtet, die man unter den künstlich entleerten Seeigel-Eiern sehr häufig antrifft und die wohl aus dem Ovarium stammen. Man findet darunter manchmal eingeschnürte und unregelmäßig gelappte Formen, wie in Fig. 15a, b (Taf. I) zu sehen. Diese Gebilde zeigen sehr schön das Phänomen der konzentrischen Entfärbung und, wie von vornherein nicht anders zu erwarten, eine vollständige Entfärbung zuerst an den dünnsten Stellen. So wird der schwarz gefärbte Bereich hier unterbrochen, und in Fällen, wo dieser allein deutlich sichtbar wäre, würde man glauben, zwei völlig getrennte Körper vor sich zu haben.

Auch scheinbar verschiedene Größe der beiden in einer Zelle vorhandenen Centrosomen kann, wie ich

mich überzeugt habe, künstlich hervorgebracht werden. Nachdem ich zuerst an Schnitten durch Ascaris-Spermatocyten beobachtet hatte, daß die Centrosomen nach der Eisenhämatoxylin-Behandlung in dicken Schnitten durchgängig größer aussehen als in dünnen des gleichen Objektträgers, fand ich einen Fall, wo in einem Schnitt durch eine solche Zelle, deren eines Centrosom tief unten, das andere ganz oberflächlich lag, ersteres voll gefärbt war, während in dem hoch gelegenen die Farbe bis auf ein ganz kleines Pünktchen ausgewaschen war.

Was nun die Forderung sehr weitgehender Entfärbung zum Zweck der Darstellung allenfalls vorhandener feinerer Strukturen anlangt, so handelt es sich speciell bei den Centrosomen hauptsächlich um den Nachweis des von mir zuerst im Ascaris-Ei an ungefärbten Präparaten aufgefundenen Centralkorns, das, wie ich nach meinen seitherigen Untersuchungen annehmen möchte, allen Centrosomen auf allen Stadien ihres Bestehens zukommt. Die Existenz dieses Gebildes läßt sich mit Eisenhämatoxylin nur dann sicherstellen, wenn entweder die Substanz des Centrosoms selbst den Farbstoff sehr rasch abgiebt, so daß bei der Differenzierung sofort das Centralkorn erscheint, oder wenn die Entfärbung des Centrosoms diffus vor sich geht, wobei dann in dem allmählich blasser werdenden Körper ein centrales schwarzes Pünktchen mit immer größerer Deutlichkeit hervortritt (Fig. 4—6, Taf. I). Entfärbt sich ein Centrosom dagegen konzentrisch, so führt die Extraktion zwar schließlich auch zur Darstellung eines kleinen schwarzen Pünktchens, allein dieses könnte nach dem oben Gesagten ebenso gut ein Artefakt sein. Es giebt nur ein Stadium, wo die Eisenhämatoxylin-Methode bei konzentrischer Entfärbung das Vorhandensein der Centralkörner darthun kann: dann nämlich, wenn beim Auswaschen zwei oder mehrere schwarze Pünktchen im Innern des Centrosoms übrig bleiben. Denn diese müssen dann durch specifische Stellen bedingt sein.

Wie nun die Eisenhämatoxylin-Methode an normalen Objekten gewisse Teile so überaus scharf, ja man darf sagen, manchmal unnatürlich scharf hervorhebt, so bringt sie auch die Produkte pathologischer Veränderungen der Zellen oder der bei der Konservierung auftretenden Ausfällungen unter Umständen in gleicher Schärfe und Klarheit zur Anschauung. Auf diese Weise kommt eine zweite Art künstlicher Centralkörper zu-

stande, denen freilich die Vergleichung mit den normalen ohne weiteres ihre richtige Stelle zuweist und die deshalb kaum einer besonderen Erwähnung bedürften, wenn nicht M. Heidenhain (55) solche pathologische Zustände zur neuen Grundlage seiner „Mikrocentren"-Lehre gemacht hätte.

In den verschiedensten Objekten nämlich zeigen die Centrosomen eine Neigung zu körnigem Zerfall, den ich zwar meist nur in Zellen gefunden habe, die auch in ihrer Protoplasmastruktur eine krankhafte Beschaffenheit aufweisen, der aber doch auch in sonst scheinbar normalen Zellen eintreten kann. Dieser pathologische Prozeß, im einzelnen wechselnd verlaufend, besteht darin, daß die vorher homogen oder netzig-wabig erscheinende Substanz des Centrosoms sich differenziert in eine homogene Grundmasse und in mehr oder weniger zahlreiche Körner von sehr wechselnder Größe. Diese Körner oder Tröpfchen bleiben in Eisenhämatoxylin schwarz, während die Grundmasse sich rasch entfärbt. So berichtet Mac Farland von Diaulula-Eiern (79, S. 248): „In einem Stück des Laiches zeigten alle Eier an Stelle der beschriebenen Centrosomen [1]) unregelmäßige Häufchen, aus einer großen Menge winziger Körnchen zusammengesetzt. Der ganze übrige Zustand dieser Eier läßt keinen Zweifel, daß es sich hier um krankhafte Veränderungen handelt, die insofern nicht ohne Interesse sind, als sie darthun, wie leicht zerstörbar diese Gebilde sind."

Ganz entsprechende pathologische Zustände habe ich auch in Ascaris- und Seeigel-Eiern nicht gar selten gefunden. Figg. 17 und 18 (Taf. I) geben davon Beispiele. In Fig. 18, welche einen Schnitt durch eine Furchungszelle von Ascaris wiedergiebt, sind an Stelle des Centrosoms 4 schwarz gefärbte Körperchen zu sehen, in Fig. 17 von einem Seeigel-Ei ist ein Zerfall der Centrosomen in sehr zahlreiche kleine Körnchen eingetreten, die in ihrer Größe ungefähr dem Centralkorn dieser Centrosomen entsprechen.

Die vorstehenden Bemerkungen werden genügen, um das, was ich schon im Jahre 1895 über das Eisenhämatoxylin als Darstellungsmittel für Centrosomen gesagt habe (17, S. 62), in jeder Hinsicht vollständig zu rechtfertigen.

1) homogener Kugeln mit Centralkorn.

Abschnitt B.

Specieller Teil.

1. Die Teilung der Centrosomen in den Spermatocyten von Ascaris megalocephala.

Ueber die Gestalt und Größe der Centrosomen in den Ascaris-Spermatocyten, sowie über die Wirkung des Eisenhämatoxylins auf diese Körperchen hat vor kurzem E. FÜRST (46) in einer aus dem hiesigen zoologischen Institut hervorgegangenen Arbeit berichtet, wobei sich eine volle Bestätigung der früheren Angaben von BRAUER (21) ergeben hat. Ich kann deshalb hier auf diese beiden Arbeiten verweisen und mich auf eine genauere Analyse des Teilungsvorganges beschränken. Zwar hat BRAUER auch diesen Prozeß im wesentlichen völlig richtig beschrieben; allein einmal vermochte ich gewisse Einzelheiten doch noch etwas genauer zu verfolgen, sodann aber gilt es, durch Darstellung der Verhältnisse vermittelst der Eisenhämatoxylin-Methode auch diejenigen Autoren zu überzeugen, die alles, was auf andere Weise über die Centrosomen ermittelt wird, mit Mißtrauen ansehen zu müssen glauben.

Ich verweise zunächst auf die Figg. 7—10 (Taf. I), welche die Centrosomen in ihrer vollen Größe darstellen [1]). Wie FÜRST bereits gezeigt hat, können die schon von BRAUER beschriebenen Körperchen in Eisenhämatoxylin durch und durch schwarz gefärbt sein. Sie sind auf gewissen Stadien sehr groß, verkleinern sich dann während der Ausbildung der ersten Teilungsfigur und besitzen kurz vor ihrer Teilung die in Fig. 7 dargestellte Größe. Um diese volle Größe des Centrosoms in schwarzer Färbung zu erhalten, muß die Entfärbung auf einem Zustand unterbrochen werden, wo die Dotterkörner noch sehr dunkel und auch die Astrosphäre noch in ihrem centralen Bereich grau gefärbt ist. Zieht man den Farbstoff noch mehr aus, so ist die größte Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß auch die Centrosomen sich bereits vom Rande her zu entfärben beginnen.

Dieses kugelige Centrosom nimmt gewöhnlich während der Metakinese eine längsellipsoide Form an (Fig. 8), eine Gestalt-

---

1) Für die meisten Abbildungen habe ich Schnitte gewählt, welche auf der Achse der vorhergehenden Teilungsfigur annähernd senkrecht stehen, so daß von den Chromosomen in diesen Figuren nichts getroffen ist.

veränderung, welche als erster Schritt zur Teilung anzusehen ist. Die Achse des Ellipsoids steht gewöhnlich senkrecht zur Teilungsachse, aber auch alle sonst denkbaren Stellungen kommen vor und führen dann zu ungewöhnlicher Lagerung der Tochtercentrosomen, wovon BRAUER in Fig. 206 ein Beispiel gegeben hat. Die Teilung des Centrosoms beginnt mit einer Aufhellung im Aequator (Fig. 9), wobei es sehr schwer zu sagen ist, ob eine Einfurchung an dieser Stelle stattfindet. Nicht selten ist das gestreckte Centrosom ein wenig gebogen, und in diesen Fällen sieht es so aus, als wenn die Teilung auf der konkaven Seite beginne, was an gewisse Modi der Zellteilung erinnert. Die so gebildeten Hälften sind nicht sofort kugelig, sondern gegeneinander abgeplattet; auch scheint es, als ob sie noch durch eine weniger färbbare Zwischenmasse miteinander verbunden wären. Daran schließen sich Bilder mit 2 völlig getrennten, nahe benachbarten Körperchen (Fig. 10), die allmählich kugelig werden und bei ihrem weiteren Auseinanderrücken sehr erheblich an Größe zunehmen.

Die Verhältnisse, welche MAC FARLAND (79) bei der Teilung der Centrosomen in den Ovocyten von Diaulula festgestellt hat, ließen mich besondere Aufmerksamkeit darauf richten, ob vielleicht auch in dem vorliegenden Objekt bei der Centrosom-Teilung ein mittlerer Bereich desselben unter Verlust der Färbbarkeit in die Bildung einer Centralspindel eingeht. Ich glaube jedoch diese Möglichkeit ausschließen zu dürfen. Das Aussehen des sich teilenden Centrosoms in der oben besprochenen Fig. 9 spricht allerdings dafür, daß eine minimale Aequatorialzone des ellipsoiden Körpers nicht mit in die Tochtercentrosomen eingeht. Allein zu einer Centralspindel wächst dieser Bereich, über dessen Natur sich bei der Kleinheit der Verhältnisse kein sicheres Urteil gewinnen läßt, nicht aus; er entschwindet bei der Weiterentwickelung völlig. Sobald die Tochtercentrosomen etwas weiter voneinander entfernt sind, zeigen ihre gegeneinander gekehrten Flächen eine ganz scharfe Begrenzung, und das Areal, das zwischen ihnen liegt, läßt durchaus keine Zugehörigkeit zu ihnen erkennen. So glaube ich, daß *das Muttercentrosom vollkommen oder fast vollkommen in die beiden Tochtercentrosomen übergeht*.

Was die *Astrosphäre* anlangt, so lassen sich deren Radien bis an das Centrosom verfolgen. Wenn dieses sich streckt, wird auch die Gesamtheit der Radien ellipsoid (Fig. 8, 9). Auf die noch dicht nebeneinander liegenden Tochtercentrosomen sieht man

bereits einige neue Radien centriert (Fig. 3, 4 u. 10), wenn auch äußerst blaß und verschwommen. Zwischen ihnen treten beim weiteren Auseinanderrücken neue auf (Fig. 5 u. 6), so daß bald 2 typische Astrosphären hergestellt sind. Die Frage, ob die beiden Tochtercentrosomen einfach die Radien des Muttercentrosoms oder wenigstens einige davon übernehmen, glaube ich fast mit Sicherheit ausschließen zu dürfen. Nach allem, was ich gesehen habe, scheinen die alten Radien bei der Teilung des Centrosoms zu zerfallen, vielleicht in ein schaumiges Plasma überzugehen, aus dem sich fast unmittelbar undeutliche, auf die Tochtercentrosomen eingestellte centrifugal wachsende Radien wieder differenzieren. Sind die Tochtercentrosomen weiter auseinandergewichen, so treten in reicher Entfaltung von Pol zu Pol verlaufende Fasern auf (Fig. 6), die mit den frei ausstrahlenden völlig übereinstimmen und deren Komplex von jenen kaum abzugrenzen ist. Den Ausdruck „Centralspindel“ würde ich daher hier nicht für angebracht halten.

Daß im Vorstehenden ein Centrosom oder Centralkörper und dessen Teilung beschrieben worden ist, dürfte kaum bestritten werden. Das Gebilde färbt sich aufs beste in Eisenhämatoxylin und zeigt Dimensionen, die im Verhältnis zur Größe der Zelle eher kleiner sind als z. B. die der Centralkörperchen, welche M. Heidenhain (55) in den roten Blutkörperchen beim Entenembryo gefunden hat. Gleichwohl enthält nun dieses Gebilde als centrale Differenzierung noch ein viel kleineres Körperchen, das von mir zuerst im Ascaris-Ei aufgefundene Centralkorn. Ich gebrauche für dieses Gebilde fortan neben dem Wort Centralkorn den früher von mir, wenn auch nicht genau im gleichen Sinne vorgeschlagenen Terminus Centriol (Centriolum, entsprechend dem Terminus Nucleolus). Eine genaue Begründung meiner Nomenklatur findet sich im Abschnitt D.

Schon Brauer hat dieses Korn in allen Stadien gefunden und seine Verdoppelung erkannt. Mit Eisenhämatoxylin einen Beweis von seiner Existenz zu erbringen, ist nur unter gewissen Umständen möglich. Schon im vorigen Abschnitt (S. 16) habe ich kurz auf die Bilder hingewiesen, welche fortgesetzte Entfärbung an den Centrosomen unserer Zellen hervorbringt. Das gewöhnliche Verhalten ist dieses, daß sich die Centrosomen konzentrisch entfärben. Ich habe diesen Vorgang an zahlreichen markierten Zellen in einzelnen Etappen verfolgt; einige Beispiele für die zu erzielenden Artefakte sind in Fig. 11—13 dargestellt, von denen

ich besonders die Fig. 12 hervorhebe, weil sie zeigt, wie der durch das Auswaschen sich verkleinernde schwarze Bereich immer annähernd die Form des ursprünglich gefärbten Körpers bewahrt. So geben kugelige Centrosomen schließlich ein kleines kugeliges Pünktchen, ellipsoide einen kleinen ellipsoiden schwarzen Fleck. Allein — und dies ist von großer Wichtigkeit — in diesem letzteren Fall geht die konzentrische Verkleinerung nicht bis zu völliger Entfärbung weiter, sondern es tritt ein Moment ein, wo sich der länglich schwarze Fleck in zwei in seiner Achse gelegene Pünktchen auflöst: die beiden Centriolen.

Ich kann darauf verzichten, derartige Bilder und ihre Bedeutung näher zu erörtern, da, wie schon im vorigen Abschnitt erwähnt wurde, an einigen von meinen Präparaten, die längere Zeit in Kanadabalsam gelegen waren, bei weiterer Differenzierung in der Eisenlösung der in den Centrosomen abgelagerte Farbstoff diffus ausgezogen wurde, auf welche Weise die Bilder der Figg. 1—6 entstehen, wo in dem grau gefärbten Centrosom das oder die Centriolen direkt und auf allen Stadien als schwarze Pünktchen sichtbar werden. Wie Fig. 1 lehrt, kann das Centriol bereits geteilt sein, wenn das Centrosom noch völlig kugelig ist, seine Verdoppelung ist demnach als der erste für uns erkennbare Schritt zur Teilung des Centrosoms anzusehen. Natürlich ist von der Teilung des Centralkorns bei der Kleinheit der Verhältnisse nicht viel zu sehen; doch habe ich verschiedene Stadien des Prozesses von den ersten Anfängen an, wo zwei schwarze Pünktchen dicht aneinander geschmiegt sind, vor Augen gehabt. Sind die Tochtercentriolen ein wenig voneinander entfernt, so fand ich sie manchmal wie zwei parallele Scheibchen einander gegenüberstehend, und der ganze Eindruck ist der, daß, wenn wir diese Dinge so groß sehen könnten wie etwa einen Zellkern, sich noch manche feinere Struktur daran möchte erkennen lassen.

Während der Streckung des Centrosoms rücken die Centriolen weiter auseinander und werden bei dessen Teilung zu den Mittelpunkten seiner beiden Abkömmlinge (Fig. 2, 3 u. ff.). Wir können damit die Beschreibung des Vorganges abbrechen.

Zum Schluß erwähne ich noch, daß ich wiederholt ungefärbte Schnitte durch Ascaris-Spermatocyten in Wasser untersucht habe, in welchem Medium die Centrosomen als sehr stark lichtbrechende Kugeln ungemein deutlich hervortreten.

---

2. Die Teilung der Centrosomen in den Ovocyten von Diaulula sandiegensis.

Der folgenden Darstellung liegen die Untersuchungen von F. M. Mac Farland (79) zu Grunde, der die Eireifung bei diesem Opisthobranchier im Jahre 1895/96 unter meiner Leitung im hiesigen zoologischen Institut bearbeitet hat. Ich füge eine kurze Schilderung seiner Befunde in diese Arbeit ein, einmal weil es sich um einen ganz besonders lehrreichen Fall einer Centrosomen-Teilung handelt, der, dank den günstigen Untersuchungsbedingungen, mit einer bis dahin kaum sonst erreichten Klarheit verfolgt werden konnte, dann aber auch, weil ich in der Lage war, die Präparate Mac Farland's genau zu studieren und so seine Angaben wie diejenigen einer eigenen Untersuchung zu vertreten.

Ich gebe zur Illustration des Vorganges einige Abbildungen bei, welche nach Präparaten und Zeichnungen Mac Farland's angefertigt sind. Man wird die entsprechenden Bilder leicht in seiner Abhandlung finden. Leider sind die Tafeln der Mac Farland'schen Arbeit etwas roh, die Figuren auf Tafel 20 direkt schlecht ausgeführt, weshalb ich bemerke, daß die den Abbildungen zu Grunde liegenden Präparate an Schönheit und Klarheit nichts zu wünschen übrig lassen. Die von mir reproduzierten Bilder sind insofern schematisch, als sie lediglich die Centrosomen und Astrosphären darstellen, ohne Rücksicht auf deren Lagerung in der Zelle und ohne Berücksichtigung der allenfalls im Schnitt vorhandenen Chromosomen.

Fig. 19 (Taf. II) zeigt das innere Centrosom der fertigen ersten Richtungsspindel, Fig. 26 die beiden Centrosomen der zweiten Spindel auf einem Stadium, wo die Chromosomen beginnen, sich zur Aequatorialplatte zu ordnen. Wie dieser letztere Zustand aus dem ersteren entsteht, wird durch die zwischenliegenden Figuren klargestellt.

Das Centrosom der ersten Richtungsspindel ist eine relativ große homogene Kugel mit einem kleinen Kügelchen, dem Centralkorn oder Centriol im Mittelpunkt. Die Teilung des Centrosoms wird eingeleitet durch die Teilung dieses Korns, über die bei der Kleinheit des Gebildes nichts Näheres zu ermitteln ist. Man sieht eben zunächst an Stelle des einfachen Centralkorns deren 2, dicht nebeneinander, schätzungsweise von der halben Größe des ursprünglichen und untereinander gleich groß (Fig. 20). Sind die beiden Centriolen weiter voneinander entfernt, so läßt sich in

manchen Fällen ein ungemein feines Fädchen zwischen ihnen erkennen (Fig. 21). Ob wir darin eine bei der Teilung des Körperchens nachbleibende Brücke zu sehen haben, muß unentschieden bleiben. In der Richtung, in welcher die beiden Centriolen auseinanderweichen, streckt sich das Centrosoma zu einem Ellipsoid, wobei es sich gleichzeitig vergrößert (Fig. 21 u. 22). Die ellipsoide Form geht dann unter weiterem Wachstum in eine Spindelform mit kugelig aufgetriebenen Enden über (Fig. 23). Während dieser Vorgänge vollzieht sich in der anfangs ganz gleichmäßig homogenen Substanz des Centrosoms eine Differenzierung, die damit beginnt, daß die centralen Teile an Dichtigkeit abnehmen (Fig. 20 u. 21). Die dichtere Rindenzone zieht sich sodann mehr und mehr gegen die Pole des Ellipsoids zusammen (Fig. 22), um sich beim Uebergang zur Spindelform in den kugeligen Endanschwellungen um die beiden Centralkörner anzusammeln. Der mittlere Teil wird gleichzeitig netzig-faserig (Fig. 22 u. 23); er ist die Centralspindel, während die Endanschwellungen die beiden neuen Centrosomen repräsentieren. Die folgenden Bilder zeigen, wie fortan der ganze Komplex noch sehr beträchtlich wächst und wie die einzelnen Teile sich schärfer gegeneinander absetzen (Fig. 25 u. 26). So finden wir schließlich in dem letzten Bilde wieder 2 kugelige Centrosomen vor, genau von der Beschaffenheit derjenigen der ersten Richtungsfigur, verbunden durch eine mächtige Centralspindel.

Auch bei diesem Objekt ist die Wirkung des Eisenhämatoxylins von großem Interesse. Die Entfärbung ist eine diffuse, d. h. die differenzierende Flüssigkeit wirkt im Innern ebenso rasch wie an der Oberfläche, und zwar, wie es scheint, so, daß die dichtesten Teile den Farbstoff am längsten halten. Noch auf Stadien, wie dem der Fig. 24, können in den ersten Stufen der Entfärbung die beiden Centrosomen samt der Centralspindel als ein einheitlicher, gleichmäßig schwarzer Körper erscheinen, bei weiterem Ausziehen wird zuerst die Centralspindel heller, und die neuen Centrosomen setzen sich als schwarze Kugeln von ihr ab (vgl. Fig. 44a bei Mac Farland), dann entfärbt sich die Centralspindel mehr und mehr und läßt ihre Faserstruktur hervortreten, während nun auch das Schwarz der Centrosomen in Grau übergeht und damit die Centriolen als schwarze Pünktchen sichtbar werden. Durch weiteres Ausziehen können auch die Centrosomen völlig farblos gemacht werden, und als einzig gefärbte Teile bleiben die Centralkörner übrig, bis schließlich auch diese unter allmählicher Verkleinerung verschwinden.

An dem Verhalten der Astrosphäre sind für unsere Betrachtungen von Wichtigkeit: 1) daß die Radien beim Uebergang des Centrosoms in die Spindel und während der beginnenden Differenzierung der Tochtercentrosomen noch immer auf den spindelförmigen Körper als Ganzes centriert sind, 2) daß die neuen Radiensysteme nicht einfach Fädchen der alten Astrosphäre übernehmen, sondern daß sie sich neu bilden, während sich die alten Radien in centrifugaler Richtung allmählich auflösen.

Vergleicht man das beschriebene Centrosom und seine Teilung mit den unter 1. beschriebenen Verhältnissen in den Ascaris-Spermatocyten, so kann über die Gleichwertigkeit dessen, was hier und dort als Centrosoma bezw. als Centriol bezeichnet worden ist, kein Zweifel bestehen. Auch die Anfangsstadien der Teilung: die Verdoppelung des Centralkorns, die darauf folgende Streckung des kugeligen Centrosoms zum Ellipsoid mit der entsprechenden Umformung der Astrosphäre sind nahezu identisch. Allein im weiteren Verlauf tritt ein erheblicher Unterschied ein. Während das Centrosom der Ascaris-Spermatocyten sich direkt in die beiden Tochtercentrosomen spaltet, bilden sich die Tochtercentrosomen in den Ovocyten von Diaulula durch Differenzierung aus dem gewaltig anwachsenden Muttercentrosom. Und wenn man also auch diese beiden Körper, wie Mac Farland (S. 255) schreibt, „als durch Teilung aus einem Muttercentrosoma entstanden“ bezeichnen darf, so ist dies doch in unserem Falle keine einfache Teilung in der Weise, daß das Muttercentrosoma ganz in den Tochtercentrosomen aufginge, sondern es bleibt ein beträchtlicher Rest übrig, der gewissermaßen ausgeschaltet und abgestoßen wird: das ist die Centralspindel.

3. Die Centrosomen bei der Furchung des Eies von Echinus microtuberculatus.

a) Eigene Beobachtungen.

Das Seeigel-Ei ist von allen Objekten, die mir bekannt sind, dasjenige, welches einer sicheren Darstellung der Centrosomen die größten Schwierigkeiten bereitet. Dies prägt sich auch in der Litteratur, die darüber vorliegt, deutlich aus. Seit dem Jahre 1891 sind die Centrosomen des Seeigel-Eies von Fol (43), Bütschli (26), E. B. Wilson (105, 107), von mir (17), Reinke (91),

Hill (67), Kostanecki (72) und Erlanger (36) mehr oder weniger eingehend beschrieben worden, und von diesen Autoren stimmen nicht zwei vollständig miteinander überein. Wie die zum Teil sehr weit auseinandergehenden Angaben zu erklären sind, werde ich nach Darlegung meiner eigenen Befunde näher erörtern; einstweilen sei bemerkt, daß der eine Hauptgrund für die Differenzen der ist, daß die einen Autoren nur die Centrosomen, die anderen nur die Centriolen gesehen haben, ein zweiter, daß da und dort die durch mangelhafte Konservierung verdorbenen Strukturen als normal betrachtet worden sind.

Bezüglich der Methode bemerke ich, daß alle im folgenden besprochenen Präparate mit Pikrinessigsäure gehärtet worden sind. Schon früher hatte sich mir dieses von O. und R. Hertwig für Seeigel-Eier eingeführte Härtungsmittel vorzüglich bewährt. Um aber auch die Wirkung anderer Methoden auf diese Eier kennen zu lernen, veranlaßte ich Herrn W. R. Coe, bei einem Aufenthalt in Neapel die verschiedensten Konservierungsflüssigkeiten zu versuchen. Die Schnitte lehrten jedoch, daß keines der angewandten Mittel die Pikrinessigsäure übertrifft, ja daß die meisten ihr nicht entfernt gleichkommen.

Mein Verfahren war neuerdings dies, daß die Eier etwa 8 Tage in der Pikrinessigsäure verweilten und dann mit äußerster Langsamkeit ausgewaschen wurden, derart, daß zuerst successive kleine Mengen von 50-proz. Alkohol zugesetzt wurden, dann ebenso allmählich 70-proz. u. s. f. Ich wandte diese vorsichtige Behandlung an, weil ich an anderen Serien die Erfahrung gemacht hatte, daß auf gewissen Stadien sehr häufig durch Schrumpfung und Zerreißungen die im folgenden zu betrachtenden Strukturen fast gänzlich vernichtet werden, wie auch die Angaben der Litteratur zum Teil auf solche Bilder gegründet sind. Ob wirklich das lange Härten und das allmähliche Ueberführen von einer Flüssigkeit in die andere die Ursache ist: jedenfalls fehlen an dem so behandelten Material derartige Zerstörungen nahezu ganz.

So sehr nun auch alle Anzeichen dafür sprechen, daß die Konservierung der in dieser Arbeit besprochenen Präparate eine gute ist, so muß doch eine gewisse Variabilität der Bilder, besonders in den feinsten Verhältnissen, davor warnen, alles, was an den einzelnen Präparaten zu sehen ist, als dem lebenden Zustand völlig entsprechend zu betrachten. Ich bemerke dies hauptsächlich deshalb, weil manches in meinen Schnitten sichtbare Detail eine ausführlichere Besprechung finden müßte, wenn mir

nicht mein stets wachsendes Mißtrauen gegen die Zuverlässigkeit unserer Methoden, soweit es sich um feinste Zellstrukturen handelt, eine beträchtliche Zurückhaltung auferlegen würde. Daß die Vorgänge, auf die ich hier Gewicht lege, sich im wesentlichen so abspielen, wie ich sie beschreibe, darüber wird die Succession der einzelnen Stadien keinen Zweifel lassen.

Von praktischer Wichtigkeit ist die merkwürdige Erscheinung, daß sich anscheinend ganz gleich konservierte Serien von Echinus-Eiern der Eisenhämatoxylin-Färbung gegenüber ganz verschieden verhalten können: in dem einen Falle — an solchen Objekten habe ich früher den Befruchtungsvorgang untersucht — lassen sich durch Eisenhämatoxylin die Centrosomen sehr deutlich darstellen, wogegen ein Nachweis der Centriolen nicht gelingt, im anderen Falle bringt die Eisenhämatoxylin-Methode auf den meisten Stadien nur diese Körner als schwarze Pünktchen zu deutlicher Anschauung. Leider fehlt mir jeglicher Anhaltspunkt, um zu bestimmen, worauf diese Verschiedenheit beruhen könnte. So lange nicht eine Konservierungs- und Färbungsmethode ausfindig gemacht ist, die im gleichen Präparat beide Gebilde deutlich sichtbar macht, so lange wird die Beschaffenheit und Teilung der Centrosomen des Seeigel-Eies nur durch Kombination dieser beiden Arten von Präparaten genau erforschbar sein.

Ich beschreibe zuerst jene Serie, an welcher die Centrosomen besonders gut hervortreten. Dabei beginne ich mit dem Stadium der fertigen ersten Teilungsfigur und verfolge von hier die Schicksale des Centrosoms bis annähernd zu dem gleichen Zustand in den beiden primären Furchungszellen.

Fig. 27 (Taf. III) zeigt einen Schnitt durch ein Ei mit fertiger erster Furchungsspindel. Wie ich früher beschrieben habe, finde ich hier die Centrosomen als wohlbegrenzte kugelige Gebilde von beträchtlicher Größe. Wie klar sich diese Kugeln darstellen lassen, lehrt die Abbildung, die in keiner Weise übertrieben ist. Der Verdacht, der gegen meine frühere Angabe ausgesprochen wurde, daß es sich in dem, was ich hier Centrosom nenne, um einen Teil der „Sphäre" handle, muß angesichts dieses Bildes für jeden, der weiß, was Van Beneden als „sphère attractive" bezeichnet hat, hinfällig werden. Sphäre in diesem Präparat wäre der dichtere Strahlenbereich, von welchem nach außen mehr vereinzelte Radien ausstrahlen; der helle Hof im Umkreis des kugeligen Körpers könnte als Van Beneden's „Markschicht" aufgefaßt werden. Der kugelige Körper selbst, welcher nicht einen Teil des Strahlen-

systems, sondern dessen Centrum darstellt, ist das Centralkörperchen oder Centrosoma.

Ob die deutliche Abhebung desselben von der Astrosphäre durch den hellen Hof dem lebenden Zustand völlig entspricht, lasse ich unentschieden. Ich besitze Präparate, wo sich stark gefärbte Radien bis an das Centrosom verfolgen lassen. Doch könnten diese Verschiedenheiten sehr wohl Stadiumsunterschiede sein. Denn wenn man sieht, wie sehr sich der Bereich um das Centrosom später aufhellt (Fig. 28, 29), so dürfte der Hof in Fig. 27 wohl der erste Anfang dazu sein. Aber auch wenn es sich hier um ein Artefakt handeln sollte, würde doch das regelmäßige Eintreten einer solchen in vielen hundert Fällen beobachteten Abhebung den Beweis liefern, daß an jener Stelle zwei ganz verschiedenartige Zellbestandteile aneinander grenzen.

Zur Ergänzung des Gesagten führe ich vor allem die Bilder an, die man erhält, wenn man ungefärbte Schnitte in Wasser untersucht. Man erkennt dann im Centrum der Strahlung einen sehr stark lichtbrechenden, kreisrunden Fleck von der in Fig. 27 gezeichneten Größe, der besonders bei schwächerer Vergrößerung mit großer Schärfe aus der Umgebung hervorleuchtet. Der Effekt ist ungefähr der eines Actinosphaerium-Kerns im lebenden Zustande, nur wesentlich deutlicher. Daß ein besonderer, von der Umgebung stark differenter Körper vorliegen muß, unterliegt danach keinem Zweifel.

Was nun die feinere Zusammensetzung dieses Centralkörperchens anlangt, so läßt sich in seiner Substanz, die ich fortan als Centroplasma bezeichnen will, bei keiner Untersuchungsweise eine Spur einer radiären Struktur erkennen. Im übrigen aber sind die Bilder wechselnd. Das eine Extrem ist eine blasse, gleichmäßig strukturierte Kugel von einer vielleicht schaumigen Beschaffenheit in außerordentlicher Feinheit. Der Ton ist bei Eisenhämatoxylin-Behandlung ein gelbbrauner und der Gegensatz zu den matt-graublauen Radien ein sehr deutlicher. In anderen Fällen, wie dem abgebildeten, halten die Centrosomen das Eisenhämatoxylin in beträchtlicher Menge fest, so daß sie bei schwächerer Vergrößerung als ziemlich dunkle Körper erscheinen. Die Färbung ist aber keine diffuse, sondern auf ein Fädchenwerk lokalisiert, das die ganze Kugel ziemlich gleichmäßig durchsetzt. Der Vergleich mit einem Kerngerüst drängt sich unwillkürlich auf; trotzdem bin ich keineswegs überzeugt, daß diese Strukturen präformiert sind. Endlich habe ich allerdings nicht aus dieser Serie

durch sehr langes (8-tägiges) Belassen in der Farbflüssigkeit Präparate erzielt, wo das Centrosom durch und durch schwarz gefärbt aus vollkommen entfärbter Umgebung hervortritt (Fig. 54, Taf. IV), so daß nun auch diejenigen Forscher, welche für ein Centrosom volle Schwarzfärbung fordern, zufriedengestellt sein dürften.

Fig. 28 (Taf. III) giebt ein Stadium mit noch nahe benachbarten Tochterplatten. Die beiden Centrosomen sind beträchtlich auseinandergerückt, ihr Abstand von der zugehörigen Tochterplatte aber nicht kleiner, als in der vorigen Figur der Abstand von der Aequatorialplatte. Die Entfernung der Schwesterchromosomen voneinander beruht also, wie nebenbei bemerkt sein mag, in den Anfangsstadien nicht auf einer Annäherung derselben an die Pole, sondern sie geht parallel mit einem Auseinanderweichen der Pole selbst. Die Centrosomen sind auf diesem Stadium etwas größer geworden und nicht mehr kugelig, sondern deutlich in der Richtung der Spindelachse abgeplattet. Nicht selten aber erfolgt die Abplattung nicht genau in der Richtung der Spindelachse, sondern etwas schief dazu.

Entsprechend seiner Vergrößerung ist das Centroplasma heller geworden, dadurch auch der Gegensatz zur Umgebung nicht mehr ein so scharfer, wenn auch vollkommen deutlich.

Sehr auffallend hat sich die Astrosphäre verändert. Viele Radien haben sich auf das Doppelte verlängert und erreichen fast die Eioberfläche. Vor allem aber fällt auf, daß die dichte und stark färbbare Zone der Sphäre — ich will sie kurzweg Verdichtungszone nennen — welche sich in Fig. 54 (Taf. IV) fast direkt dem Centrosom anschließt, nun weit hinausgerückt und daß an ihrer früheren Stätte eine Aufhellung (zône medullaire) eingetreten ist, welche jedoch gleichfalls eine äußerst feine Radiärstruktur erkennen läßt.

Fig. 29 (Taf. III). Die Schwesterchromosomen sind weiter auseinandergewichen, die Centrosomen nicht; es hat also inzwischen eine Annäherung der Tochterplatten an die Pole stattgefunden. Die Centrosomen sind sehr stark aufgequollen und dabei äußerst blaß geworden. Ihre Abplattung ist noch deutlicher als in dem vorhergehenden Stadium, und eine entsprechende Umformung macht sich nun auch an den früher kugeligen Sphären bemerkbar.

Fig. 30. Dieses Bild unterscheidet sich hinsichtlich seiner ganzen Konfiguration kaum von dem der Fig. 29, ja die Tochterplatten sind in ihrer Wanderung gegen die Pole im Vergleich zu

Fig. 29 eher noch etwas zurück. Dagegen haben sich hier Umformungen in den Centrosomen vollzogen, die für den weiteren Verlauf von der größten Bedeutung sind. Ich habe Bilder, wie das in Rede stehende, lange Zeit als ungenügend konserviert angesehen; allein sie kehren auf diesem Stadium immer wieder und, was viel wichtiger ist, sie bilden einen fast unabweisbaren Uebergang zu dem nächsten, in Fig. 31 abgebildeten Stadium, an dessen Realität jeder Zweifel ausgeschlossen ist. Sucht man nach Uebergängen zwischen Fig. 29 und 31, so müssen sie in Bildern, wie dem der Fig. 30, gesehen werden.

An Stelle des zwar wenig hervortretenden, aber immer noch als ein dichterer Körper erscheinenden Centrosoms der Fig. 29 finden wir hier, annähernd von gleicher Form und Größe, ein lichtes Areal, viel heller und offenbar weniger dicht als die umgebende Sphäre, so daß man an die „Astrocoele" Fol's erinnert wird; in diesem Bereich ist eine dichtere, intensiv färbbare und gegen die Umgebung sehr undeutlich und unregelmäßig abgegrenzte Scheibe entstanden, die, der Abplattung des Centrosoms folgend, auf der Spindelachse annähernd senkrecht steht.

Die Deutung dieses und ähnlicher Bilder kann meines Erachtens nur die sein, daß in dem Centroplasma eine Scheidung vor sich geht in zweierlei Substanzen: eine mehr locker gefügte, wahrscheinlich stark wasserreiche und in eine sehr dichte, welche sich aus jener auf einen scheibenförmigen Bereich zusammenzieht.

Das Ende dieses Prozesses ist erreicht in Fig. 31. Die unregelmäßige Scheibe der Fig. 30 hat sich zu einer dünnen Platte zusammengezogen, die auf dem Durchschnitt wie ein dicker schwarzer, nach beiden Enden sich zuspitzender Strich erscheint. Der lockere Bereich des ursprünglichen Centrosoms dagegen, welcher in der vorigen Figur von der Sphäre noch deutlich abgesetzt ist, hat sich inzwischen untrennbar mit ihr gemischt, und man kann schon auf diesem Stadium erkennen, daß sich die Radiärstruktur der Sphäre, wenn auch sehr verschwommen, durch den hellen Hof hindurch bis in die Nähe der Platte fortsetzt.

Ich möchte den beschriebenen Prozeß in den Satz zusammenfassen: Das Centrosom zieht sich, indem es einen Teil seiner Substanz abstößt, zu einer dünnen, auf der Teilungsachse senkrecht stehenden Platte zusammen.

Wie schon in den vorhergehenden Stadien eine Umformung der Sphäre entsprechend der Abplattung des Centrosoms bemerk-

bar war, so zeigt sich dies nun in ausgeprägtester Weise auf dem in Rede stehenden Stadium. Das Ei ist noch immer kugelig; die Chromosomen beginnen sich zur Bildung der Tochterkerne aufzulockern, doch können neben den abgebildeten plattenförmigen Centrosomen noch völlig kompakte Chromosomen gefunden werden.

Ehe ich in der Betrachtung solcher, die Teilungsachse enthaltenden Schnitte fortfahre, will ich hier eine Besprechung der Bilder einschalten, welche das Centrosom und seine Umgebung auf Schnitten senkrecht zur Teilungsachse sowohl auf den bisher betrachteten, als auch auf einigen noch weiter vorgeschrittenen Stadien gewährt. In den Stadien der Figg. 27—29 sehen die Centrosomen bei polarer Ansicht typischer Weise ganz ebenso aus wie in der Seitenansicht. Ein wesentlicher Unterschied tritt erst hervor, wenn sich das Centrosom zur Platte zusammenzieht. Eine polare Ansicht dieses Stadiums, ungefähr dem der Fig. 30 entsprechend, ist in Fig. 41 (Taf. IV) gezeichnet. Man sieht ein netzig-körniges Areal, nicht völlig rund und sehr unregelmäßig begrenzt, mit vorspringenden Zacken; das ist das in Kontraktion zur Platte befindliche Centrosoma.

Dem Zustand der Fig. 31 (Taf. III) entsprechen polare Ansichten wie die der Fig. 42 (Taf. IV). Man ist vielleicht im ersten Augenblick überrascht, daß das so ungemein scharf ausgeprägte Centrosom der Fig. 31 bei polarer Ansicht ein so zartes verschwommenes Bild geben soll. Allein wenn man bedenkt, wie dünn die Schicht von Centroplasma ist, die hier in der Richtung der optischen Achse vorliegt, so wird man verstehen, daß die beiden Bilder zusammengehören. Die Platte ist nicht kreisrund, sondern länglich-oval, ihr Rand zwar annähernd glatt, aber äußerst zart und unbestimmt, was nicht wunder nehmen kann, wenn man an den anderen Schnitten darauf achtet, zu welch einer ungemein feinen Kante sich der Rand zuschärft. Die Radien der Sphäre lassen sich bis unmittelbar an diesen Rand verfolgen, ja es scheint nach Schnitten, wie dem der Fig. 31, als wenn ein besonders starker Kranz von Radien sich an den Rand der Platte ansetze.

Dieses Stadium der Abplattung führt nun fast unmerkbar über zur Zweiteilung des Centrosoms. Betrachtet man ungefärbte Schnitte in Wasser auf dem Stadium später Anaphase oder beginnender Kernrekonstruktion, so kann man an vielen Präparaten bei polarer Ansicht sehr deutlich zwei stärker lichtbrechende Verdichtungen im Innern des Strahlenkranzes wahr-

nehmen. Die entsprechenden Bilder an gefärbten und in Kanadabalsam eingeschlossenen Präparaten sind äußerst zart und auch einigermaßen wechselnd, was zum Teil wohl von verschiedenartiger Konservierung, zum Teil aber sicher von einer nicht geringen Variabilität des Geschehens herrührt. Ich beschreibe eine Serie von Zuständen, die ich weitaus am häufigsten angetroffen habe, und die in der Reihenfolge, in der ich sie angeordnet habe, wohl einer aus dem anderen entstanden zu denken sind.

Schon in der besprochenen Fig. 42 (Taf. IV) zeigt sich in der Mitte des Centrosoms eine von der einen Längsseite zur anderen verlaufende Aufhellung, die als der erste Beginn der Zweiteilung anzusehen sein dürfte. Ein unzweifelhaftes Teilungsstadium giebt Fig. 43. Die Platte hat sich noch weiter gestreckt und ist hantelförmig geworden: zwei rundliche Endanschwellungen sind durch einen breiten Stiel miteinander verbunden. Während die Enden die frühere schaumig-retikuläre Struktur beibehalten haben, ist das Maschenwerk des Verbindungsstieles deutlich zu Längszügen angeordnet.

Von großem Interesse ist das Verhalten der Sphäre. Innerhalb der Verdichtungszone, welche in annähernd rings gleichem Abstand das Centrosom umgiebt, findet sich ein lichteres Areal von einer ungemein feinen und verwickelten Struktur. Während hier einerseits Faserzüge sichtbar sind, welche sich als Fortsetzungen der peripheren alten Radien nach innen verfolgen lassen, stellen sich die angeschwollenen Enden der Centroplasmascheibe als neue Strahlencentren dar, was besonders in dem Auftreten von Radiensystemen, die dem Aequator zustreben und sich hier mit denen der anderen Seite durchkreuzen, zum Ausdruck kommt. Auch in der Verdichtungszone, deren Radien in der Hauptsache noch auf das Centrosom als Ganzes centriert sind, macht sich doch auch schon der Einfluß der beiden neuen Centren in einer deutlichen Ablenkung einzelner Radien bemerkbar. Es ist dies in der Zeichnung einigermaßen angedeutet, doch ist es kaum möglich, den Eindruck des Präparates selbst vollkommen wiederzugeben.

Die vorzügliche Erhaltung dieser so außerordentlich zarten Strukturen scheint mir ein sicherer Beweis dafür zu sein, daß die Konservierung der Präparate im wesentlichen dem lebenden Zustand entspricht.

Das Bild der Fig. 44 (Taf. IV) schließt sich dem beschriebenen eng an. Die Zweiteilung ist dadurch eine noch schärfere geworden, daß der Verbindungsstiel sich erheblich verdünnt hat.

Die Endanschwellungen, die in ihrer Form sich einem Rhombus nähern, heben sich nun viel auffallender ab. Die Sphäre verhält sich wie im vorigen Bild, nur haben die beiden innerhalb des alten Systems entstandenen neuen Strahlensysteme entschieden an Deutlichkeit gewonnen.

Kehren wir nun von diesen polaren Ansichten wieder zu Schnitten zurück, welche die Teilungsachse der Länge nach enthalten, so ist es klar, daß die Bilder verschieden sein müssen, je nach der Richtung, in welcher der Schnitt die sich streckenden und zur Teilung vorbereitenden Centrosomen getroffen hat. In dem Schnitt der oben schon besprochenen Fig. 31 (Taf. III) sind offenbar die beiden Centrosomen nach ihrem größten Durchmesser getroffen; eine leichte Aufhellung, bezw. Verdünnung in der Mitte spricht dafür, daß der Zustand ziemlich genau dem der Fig. 42 entspricht.

Durchschnitte, welche den in Fig. 43 und Fig. 44 abgebildeten Flächenansichten des Centrosoms entsprechen, sind in Fig. 32 (Taf. III) und 49 (Taf. IV) wiedergegeben. Fig. 32 zeigt den seltenen Fall, daß die Teilungsrichtungen der beiden Centrosomen nicht parallel, sondern senkrecht zu einander stehen. Das linke Centrosom ist der Länge nach getroffen; man erkennt ganz deutlich die in den Flächenansichten allerdings viel stärker ausgeprägte Zweiteilung. Wie dort, so läßt sich auch hier erkennen, daß die beiden Endanschwellungen zu den Centren von zwei neuen Radiensystemen geworden sind. Ein fast identisches Bild zeigt das in Fig. 49 (Taf. IV) dargestellte Ei; doch ist gerade hier der Verlauf der neuen Radien besonders klar zu verfolgen. Die Anordnung derselben läßt keinen Zweifel, daß die Radien eines jeden der beiden neuen Systeme nicht auf einen Punkt hinstreben, sondern daß die Endanschwellung der bisquitförmigen Platte als Ganzes den Strahlenmittelpunkt bildet.

Auf der rechten Seite der Fig. 32 ist das Centrosom senkrecht zu seiner Längsrichtung getroffen, und zwar enthält der der Zeichnung zu Grunde liegende Schnitt die eine Endanschwellung in Gestalt eines nach den Seiten kantig zugeschärften Körpers, von dem ringsum, am stärksten aber von den Kanten, Radien entspringen.

Wenn durch die beschriebenen Prozesse auch bereits die beiden Tochtercentrosomen angelegt sind, so dauert es doch noch

sehr lange, ehe sie zu vollständiger Selbständigkeit gelangen; bis nach voller Ausbildung der Kerne bleiben sie aneinander gekoppelt. Die wichtigste Weiterbildung während dieser Periode ist die, daß die Zusammenziehung des Centrosoms, die zunächst nur in der Richtung der Teilungsachse stattgefunden und zur Abplattung geführt hat, sich nun auch in allen anderen Richtungen vollzieht, so daß das bisquitförmige Gebilde unter Beibehaltung dieser Form beträchtlich kleiner wird und dabei entsprechend an Färbbarkeit gewinnt. Ob diese Verkleinerung stets so weit geht, wie meine Abbildungen zeigen, ist nicht ganz sicher festzustellen, da der jeweilige Zustand des Kernes und auch die Durchschnürung des Zellkörpers nicht immer genau mit der nämlichen Phase in der Umwandlung der Centrosomen parallel geht.

Ich verweise zunächst auf die polare Ansicht der Fig. 45 (Taf. IV), die sich leicht aus dem Zustand der Fig. 44 ableiten läßt. Die beiden Enden des Centrosoms sind noch annähernd rhombisch, aber viel dichter geworden; besonders intensiv färbbar ist der ganz kompakt gewordene Verbindungsstiel. Die Sphäre hat sich kaum verändert; nur die beiden neuen Radiensysteme prägen sich noch schärfer als früher aus.

Durchschnitte in der Richtung der alten Teilungsachse aus dieser Periode sind in Fig. 50 und 51 wiedergegeben. Sie zeigen gleichfalls die auffallende Verkleinerung des Doppelcentrosoms, die in Fig. 50 ihren höchsten Grad erreicht hat. Zugleich lehren diese Bilder, wie sich das Centrosom dem entstehenden und wachsenden Kern annähert, bis es sich in seiner ganzen Länge der Kernmembran anschmiegt. Demgemäß ist auch in den entsprechenden Polaransichten stets wenigstens eine Kappe des Kernes mit in dem Schnitt enthalten, doch wurde dies vernachlässigt, um die Deutlichkeit des Bildes nicht zu beeinträchtigen.

Allmählich findet wieder eine Streckung des hantelförmigen Centrosoms statt, wie die Polaransicht Fig. 47 (Taf. IV) erkennen läßt. Der Stiel der Hantel verlängert sich und scheint sehr häufig leicht S-förmig gekrümmt zu sein. Die Endanschwellungen sind wenig hervortretend; nicht selten fand ich sie in eine oder einige feine Spitzen ausgezogen, wie dies in Fig. 47 zu sehen ist. Mit größter Deutlichkeit treten nun die beiden neuen Radiensysteme hervor. Aber auch die alte Astrosphäre ist noch nicht erloschen, ihre Verdichtungszone formt sich ganz parallel mit der Streckung des Centrosoms um, und der Verlauf der peripheren Radien weist noch großenteils auf das alte einheitliche Centrum hin, wenn auch

bereits die neuen Centren anfangen, ihre Wirkung bis in die Peripherie zu erstrecken. Es kommen dabei Bilder zustande, die sich kaum zeichnen lassen: eine Durchkreuzung des alten und der neuen Systeme, die ich früher (12) nach dem Leben als das Stadium der „Strahlenverwirrung" beschrieben habe.

Ein Längsdurchschnitt durch das sich teilende Ei während der Streckungsperiode des Centrosoms ist in Fig. 33 (Taf. III) wiedergegeben; die beiden Centrosomen sind der Länge nach zu sehen. Hier treten die Endanschwellungen gar nicht hervor; nur durch die darauf gerichteten neuen Radien werden sie markiert. Sie streben beiderseits über den Kern hinaus, der in seiner Form sehr auffallend von dem Centrosom beeinflußt ist. Es scheint in der Kernvakuole eine Tendenz vorhanden zu sein, sich möglichst dicht dem schwach gekrümmten und hierin wahrscheinlich seinerseits vom Kerne beeinflußten Centrosom anzuschmiegen. Zum letzten Mal begegnet uns hier die Verdichtungszone der alten Sphäre, in ihrer Form bestimmt durch die in ihr gelegenen Gebilde: Centrosom und Kern.

Die allmähliche Umgestaltung dieser Verdichtungszone von der Kugelform bis zu dem eben beschriebenen Stadium stimmt aufs beste überein mit dem, was man an lebenden Eiern sieht und was bis auf diesen Tag durch die alten Zeichnungen von O. Hertwig (60, Taf. XII) noch immer am besten illustriert wird. Was dort als homogener, körnchenfreier Fleck erscheint, entspricht genau dem Bereich, der in meinen Figuren durch die äußere Grenze der Verdichtungszone (Sphäre im Sinne Van Beneden's) markiert wird. Damit ist für die bisher noch immer unsicher gewesene Deutung der Bilder, die das lebende Seeigel-Ei gewährt, eine Grundlage gegeben, die vor allem zu dem Satze führt, daß wir von denjenigen Teilen, welche im Präparat den deutlichsten radiären Bau besitzen, nämlich von der Verdichtungszone der Sphäre und von allem, was innerhalb derselben gelegen ist, im Leben gar nichts wahrnehmen, so daß man annehmen muß, daß die Sphären-Radien im lebenden Seeigel-Ei überhaupt nur indirekt, d. h. dann sichtbar werden, wenn zwischengelagerte Eibestandteile, wie die Dotterkörnchen, durch die Radien in entsprechende Radiärbahnen angeordnet werden.

Solange nun auch bereits die beiden Tochtercentrosomen angelegt sind und eine gewisse Wirkung auf ihre Umgebung entfalten, so ist es doch erst nach der vollen Durchschnürung des Eies in zwei Zellen, daß die Enden unseres Doppelcentrosoms sich

schärfer individualisieren und, in gegenseitiger Beschränkung, den ganzen Zellleib zu beherrschen beginnen. Leider geht mein Material mit dieser Phase zu Ende, und nur einzelne in der Entwickelung vorausgeeilte Eier setzen mich in den Stand, den Vorgang der Centrosomteilung noch über einige weitere Stadien zu verfolgen.

Zwei Präparate des Zweizellenstadiums nach eben erfolgter Durchschnürung sind in Fig. 34 und 35 (Taf. III) abgebildet. Die beiden Schnitte, beide die alte Teilungsachse enthaltend, stehen auf einander senkrecht. Fig. 34 zeigt den abermals gewachsenen Centrosombügel der Länge nach. Seine Enden, die beiden Tochtercentrosomen, sind entschieden gewachsen und heben sich deutlicher von dem Verbindungsstiel ab. Sie haben dabei an Färbbarkeit verloren und lassen wieder deutlicher eine retikuläre Struktur erkennen. Die von ihnen entspringenden neuen Radien haben sich mächtig verstärkt, vermehrt und in die Peripherie ausgedehnt. Damit ist die alte Sphäre verschwunden.

Zur Ergänzung dient Fig. 35, in welcher der in der Mitte durchschnittene Verbindungsstiel des Doppelcentrosoms als ein der Kernmembran anliegender, unregelmäßig begrenzter schwarzer Punkt erscheint. Wer solche Bilder, die oft ungemein scharf sind, zum ersten Mal sieht, könnte leicht auf den Gedanken kommen, das ganze Centrosom vor sich zu haben; allein schon der Vergleich mit den Nachbarschnitten des gleichen Eies lehrt, daß es nur ein Durchschnitt durch den Bügel ist. Ich habe in Fig. 40a—d (Taf. III) 4 aufeinander folgende Schnitte durch ein ähnliches Ei abgebildet, welche diese Verhältnisse sehr klar illustrieren. Von der linken Furchungszelle sieht man in a das angeschnittene Ende des einen Tochtercentrosoms, in b dessen Hauptmasse neben einem Anschnitt des Kernes, in c den Kern in seiner größten Ausdehnung getroffen, ihm anliegend den aus 2 Fasern bestehenden Verbindungsstiel, in d das andere Tochtercentrosom. In der rechten Zelle zeigt der Schnitt a das eine Ende des Kernes, an ihm herablaufend den Verbindungsstiel, in das eine Tochtercentrosom übergehend, b enthält den Hauptteil des Kernes und den durchschnittenen Bügel, c das andere Tochtercentrosom, von dem ein kleines Endchen noch in d enthalten ist.

Je nach der Schnittrichtung stellt sich demnach das in Teilung begriffene Centrosom in sehr wechselnder Weise dar; doch lassen sich, wenn man einmal die Verhältnisse richtig erkannt hat, die verschiedenen Bilder leicht aufeinander beziehen.

Es macht den Eindruck, als sei es der Verbindungsstiel, der durch seine Streckung die Centrosomen auseinanderschiebt, bis sie an nahezu entgegengesetzten Seiten des Kernes angelangt sind (Fig. 34 und 52). Ist dieser Zustand erreicht, so beginnt sich der Stiel rückzubilden. Ein Bild dieser Art in polarer Ansicht, welches in diesem Punkte die genauesten Aufschlüsse giebt, ist in Fig. 48 (Taf. IV) wiedergegeben; der Kern ist hier in seiner größten Ausdehnung eingetragen. Die jungen Tochtercentrosomen ragen zapfenartig über den Kern, dem sie mit etwas verbreiterter Basis aufsitzen, hinaus. Verfolgt man nun von diesem optischen Schnitte aus durch allmähliches Heben des Tubus die Kernoberfläche, so erkennt man, daß sich zwischen den beiden Centrosomen noch Reste des früheren Bügels in Gestalt einiger unregelmäßiger Stränge hinziehen. Dieses und ähnliche Bilder sprechen dafür, daß der Bügel unter allmählicher Auffaserung in loco aufgelöst, also nicht in die beiden Tochtercentrosomen eingezogen wird.

Das letzte Stadium, welches ich von dieser Serie besitze, ist das in Fig. 36 (Taf. III) abgebildete. Die beiden Zellen sind nicht genau im gleichen Zustande; in der linken ist der Bügel zwischen den beiden Centrosomen noch deutlich nachweisbar, wenn auch bereits in Entartung begriffen, die Centrosomen selbst liegen bereits an nahezu opponierten Kernseiten, sind aber noch in der Richtung ihres Verbindungsstieles verlängert und imponieren noch immer als Endanschwellungen desselben. In der rechten Zelle ist von dem Bügel nichts mehr vorhanden; die Tochtercentrosomen sind dadurch ganz unabhängig voneinander geworden, sie haben sich mehr konzentriert und sitzen in Gestalt kurzer, abgestumpfter Kegel der Kernmembran auf. Eine mächtige Doppelstrahlung durchsetzt den ganzen Zellkörper.

Damit sind wir unserem Ausgangsstadium, der fertigen Teilungsfigur, wenigstens so weit wieder nahe gekommen, daß die Lücke, die uns noch davon trennt, leicht überbrückt werden kann. Der Hauptunterschied besteht darin, daß in der fertigen Spindel, wie sie Fig. 27 vom Ei zeigt, die Centrosomen noch etwas größer und kugelig geworden sind, sodann daß die Astrosphäre sich wesentlich geändert hat, indem die peripheren Radien zum größten Teil rückgebildet und um das Centrosoma eine Aufhellung eingetreten ist, welche dieses Körperchen nun mit voller Deutlichkeit als etwas Specifisches hervortreten läßt. In welcher Weise dieses letztere Bild aus dem in Fig. 36 entsteht, darüber kann eine

Meinungsverschiedenheit kaum stattfinden, so daß ich auf eine nähere Erörterung verzichten darf.

Vergleicht man Bilder, wie Fig. 36, 48, 52 und 53, mit einander, so fallen weitgehende Verschiedenheiten in der Gestalt der sich bildenden Tochtercentrosomen auf, von den gedrungenen Körpern der Fig. 36 bis zu den weit über den Kern hinausragenden dünnen Stiften der Fig. 53. Wie weit hierfür Phasenunterschiede, wie weit individuelle Variationen bedingend sind, vermag ich bei der Spärlichkeit, mit der diese Stadien in meinem Material vertreten sind, nicht zu entscheiden. Der Zustand der Fig. 53, den ich so ausgeprägt nur in diesem einen Ei gefunden habe, dürfte wohl als Ausnahme anzusehen sein. Doch ist er gerade von besonderem Interesse wegen der Richtung der Sphärenstrahlen, worauf ich im allgemeinen Teil zurückkommen werde.

Seit dem Erscheinen meiner Arbeit über die Centrosomen im befruchteten Seeigel-Ei (17) sind von verschiedenen Seiten, von M. D. Hill (67), von Kostanecki (72), zuletzt von Erlanger (36) in den Sphären dieser Eier kleine, in Eisenhämatoxylin intensiv färbbare Körner nachgewiesen worden, die, in einem verschieden sich darstellenden „Hof" gelegen, von allen diesen Autoren als Centrosomen in Anspruch genommen werden. Daß ein solches Korn in dem von mir beschriebenen und im Vorstehenden wohl über jeden Zweifel nachgewiesenen Centrosoma vorhanden sei, konnte mich um so weniger überraschen, als ich ja selbst zuerst in dem Centrosom des Ascaris-Eies ein derartiges „Centralkorn" aufgefunden hatte. Es ist also der Nachweis dieses Gebildes nicht etwa, wie man es darzustellen beliebt hat, eine Widerlegung meiner Auffassung, sondern nur eine mir sehr willkommene Ergänzung zu meinen Beobachtungen gewesen. Ich hatte selbst, eben auf Grund meiner Erfahrungen an Ascaris, eifrig nach diesem Korn im Seeigel-Ei gesucht, aber vergeblich. Daß ich es, falls es an meinen damaligen, im Vorstehenden genauer beschriebenen Präparaten überhaupt darstellbar wäre, hätte finden können, möchte ich glauben.

In der That zeigte mir schon im Jahre 1896 eine in Neapel zu anderen Zwecken in Pikrinessigsäure eingelegte Serie von Echinus-Eiern, die mit Strongylocentrotus-Samen befruchtet waren, diese Centralkörner in jedem Präparat, und ebenso sind sie in einer mir von Herrn Kollegen Sobotta gütigst besorgten Serie

von Echinus microtuberculatus, gleichfalls in Pikrinessigsäure konserviert, aufs klarste zu sehen. Die im folgenden beschriebenen Präparate stammen sämtlich aus dieser letzteren Serie.

Schon oben habe ich auf die höchst merkwürdige Thatsache aufmerksam gemacht, daß sich die Centrosomen dieser Serie ganz anders gegen Eisenhämatoxylin verhalten als die der zuerst beschriebenen. Dort sind die mit Eisenhämatoxylin behandelten Centrosomen auf dem Stadium der Aequatorialplatte gewöhnlich mäßig gefärbt, sie nehmen mit ihrer Aufquellung immer mehr an Färbbarkeit und damit an Deutlichkeit ab. Erst das zur Platte zusammengezogene Centrosom färbt sich intensiver, um auf dem Stadium der verkleinerten Hantel die größte Affinität für den Farbstoff zu gewinnen, die dann allmählich wieder abnimmt.

Die zweite Serie verhält sich fast genau umgekehrt. Hier nimmt die Färbbarkeit der Centrosomen im allgemeinen mit der Vergrößerung zu, so daß die kolossal aufgequollenen Centroplasmen, wie sie in Fig. 58 (Taf. V) gezeichnet sind, in einer ganz hellen Umgebung nahezu schwarz gefärbt sein können. Wenn dann die Hauptmasse des Centroplasmas abgestoßen wird und das hantelförmige Doppelcentrosom sich zu differenzieren beginnt, nimmt die Färbbarkeit ab und zwar in dem Maße, daß die dem Kern angeschmiegte Hantel nicht die leiseste Spur von Farbe festzuhalten vermag und so stets als ein helleres Areal aus der Umgebung absticht. Die Tochtercentrosomen bewahren diese Eigenschaft bis ungefähr zur Zeit der Kernauflösung; dann werden sie wieder färbbar. — Aber nicht nur das Verhalten gegen unsere Reagentien ist in diesen Eiern ein anderes; auch der Verlauf der Teilungsprozesse weicht nicht unerheblich von dem, was die andere Serie zeigte, ab.

Ich beginne auch hier mit dem Stadium der fertigen ersten Furchungsspindel. Betrachtet man ungefärbte Schnitte in Wasser mit mäßiger Vergrößerung (Obj. 7 von Leitz), so treten, fast noch schärfer als in der anderen Serie, die Centrosomen mit außerordentlicher Klarheit als stark lichtbrechende Kugeln hervor. So schwer es manchem modernen Zellenforscher fallen mag, ein Objekt in dieser einfachen Weise zu betrachten, so möchte ich doch dringend empfehlen, diese Art der Untersuchung wenigstens einmal anzuwenden, da dann sofort jeder Zweifel an der Richtigkeit meiner Angaben schwinden wird.

Bei der Behandlung mit Eisenhämatoxylin verhalten sich die Centrosomen etwas verschieden. In manchen Fällen bleiben sie

ziemlich dunkel und heben sich dann ebenso klar von der Umgebung ab, wie die der Fig. 27 (Taf. III), ja selbst volle Schwarzfärbung kann, wie Fig. 54 (Taf. IV) lehrt, erzielt werden. Gewöhnlich aber zeigen sie bei stärkerer Entfärbung nur einen bräunlichen Ton, der sie wenig hervortreten läßt. Das Centroplasma dieser Serie macht auf dem in Rede stehenden Stadium einen nahezu homogenen Eindruck. Ist die Entfärbung genügend vorgeschritten, so lassen sich in einem Ei wie im anderen die Centriolen nachweisen als schwarze Pünktchen, deren ungefähre Größe aus Fig. 56 und 57 (Taf. V) zu ersehen ist. Ich glaube, daß auf dem Stadium der Aequatorialplatte bereits in jedem Centrosom zwei Centriolen vorhanden sind[1]. Die seltenen Fälle, wo nur eines zu sehen ist, dürften wohl durch Deckung zu erklären sein. In allen gut konservierten Eiern fand ich die Schwestercentriolen, soweit sich dies schätzen läßt, von gleicher Größe und als einfache Pünktchen, die so klein sind, daß ich eine Angabe über ihre Form für unmöglich halte. In einer anderen Serie dagegen, die nach allen Anzeichen viel weniger gut konserviert ist, finde ich an Stelle dieser Körnchen beträchtlich größere und oft unregelmäßig zackige oder wie aus mehreren Teilchen zusammengesetzte Gebilde, die ich bei ihrer großen Variabilität für Artefakte halten muß, und die, wie mir scheint, so zu erklären sind, daß bei der Konservierung Teile des Centroplasmas sich um die Centriolen zusammengebacken und so eine größere färbbare Masse gebildet haben.

Bezüglich der Lagerung der beiden Schwestercentriolen ist vor allem die Thatsache erwähnenswert, daß ihre Verbindungslinie zur Achse der karyokinetischen Figur jede beliebige Stellung einnehmen kann, und daß auch zwischen den beiden Centrosomen keinerlei Beziehung in der Stellung ihrer Centriolen zu bestehen scheint. Ich beschränke mich auf die Wiedergabe eines Falles, wo die Centriolen in dem rechten Centrosom in der gleichen optischen Ebene liegen und ihre Verbindungslinie mit der alten Teilungsachse einen spitzen Winkel bildet, während im linken das eine bei höherer, das andere bei tieferer Einstellung sichtbar wird und ihre Verbindungslinie auf der Teilungsachse ungefähr senkrecht steht.

---

1) Kostanecki (72) hat in Fig. 8 einen Fall abgebildet, wo schon neben dem ersten Furchungskern in dem einen Pole 2 Centriolen vorliegen.

Fast stets finde ich die Entfernung der Schwestercentriolen voneinander annähernd so, wie in dem rechten Centrosom der Fig. 56 (Taf. V); sie liegen meist in einem Durchmesser des kugeligen Centrosoms und das eine so weit von der Oberfläche abstehend, wie das andere. Doch kommen recht merkbare Abweichungen von dieser Regel vor.

Die Figg. 57 und 58 zeigen Stadien, wie sie in Fig. 28—30 von der anderen Serie gezeichnet sind; die allgemeine Uebereinstimmung ist leicht zu konstatieren, wenn auch der Habitus der Präparate ein ziemlich verschiedenartiger ist. Am auffallendsten verschieden ist das Verhalten der Centrosomen, welche mit ihrem Wachstum das Eisenhämatoxylin immer zäher festhalten. Man könnte denken, das Präparat der Fig. 58 sei weniger entfärbt, allein dieser Einwurf wird sofort hinfällig, wenn man sieht, daß in einem und demselben Schnitt ganz ausnahmslos die Centrosomen auf Stadien der Fig. 56 blaß, auf denen der Fig. 58 tief dunkelgrau und die mittleren Zustände entsprechend zwischen beiden gefärbt sind. Bei dieser Umwandlung verändert sich auch das Gefüge des Centroplasmas, es nimmt an denjenigen Präparaten, die ich für die besten halte, eine mit der Vergrößerung immer deutlicher hervortretende wabige Struktur an. In anderen Präparaten zeigen sich mehr netzige Bildungen, mit stark färbbaren Körnchen durchsetzt.

Wie wir an der anderen Serie konstatiert haben, so ist auch hier die Vergrößerung der Centrosomen mit einer Formveränderung verbunden, für deren Feststellung vor allem Schnitte senkrecht zur Teilungsachse, da sie vollkommen eindeutig sind, in Betracht kommen. Sie lehren, in Kombination mit Schnitten, welche die Teilungsachse enthalten, daß die Centrosomen bei ihrer Vergrößerung zunächst kugelig bleiben. Dann platten sie sich in der Richtung der Teilungsachse ab, sehen also bei polarer Ansicht noch kreisrund aus (Fig. 60); sie sind linsenförmig geworden. Endlich strecken sie sich in einer zur alten Teilungsachse senkrechten Richtung. Diese Endform ist aus Fig. 58 und 62 zu ersehen. In manchen Fällen scheint die Streckung mit der Abplattung Hand in Hand zu gehen, so daß die Linsenform übersprungen wird. Wir wollen nun hier Halt machen, um uns den Schicksalen der Centriolen während der besprochenen Periode zuzuwenden. Sowohl die dunklere Färbung des Centroplasmas als besonders seine veränderte Struktur erschwert auf diesen Stadien die Auffindung dieser Körperchen ungemein, ja macht sie in sehr

vielen Fällen unmöglich. Schon im Stadium der Fig. 57 beginnt sich dies geltend zu machen; doch gelang es mir hier meistens noch, die Centriolen unzweifelhaft zu erkennen. Von späteren Stadien dagegen sind mir nur sehr wenige Präparate zu Gesicht gekommen, wo nicht wenigstens einige Körnchen im Centroplasma verstreut waren, die nach Größe und Färbbarkeit ebenso gut Centriolen sein könnten wie die beiden, die wir zur Zeit der Aequatorialplatte gefunden haben. In der Regel sind auf Stadien, wie dem der Fig. 58, zahlreiche solche Körnchen vorhanden. Sollte hier eine Vermehrung der Centriolen eingetreten sein, wie Wilson sie angenommen hat? Ich glaube, daß diese Annahme, so naheliegend sie einmal sein mochte, heute als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden muß. Der Uebergang der beiden in einem Spindelpol gelegenen Centriolen auf die zwei nächsten Pole ist für mehrere Objekte über allen Zweifel sichergestellt, und es ist gewiß von vornherein anzunehmen, daß überall, wo im Muttercentrosom 2 solche Körnchen vorhanden sind, ihre Bestimmung die gleiche sein wird. Man werfe einstweilen einen Blick auf Fig. 68, von welchem Stadium an mir der Nachweis je eines Centriols in den beiden auseinanderweichenden Tochtercentrosomen in fast allen genauer analysierten Fällen wieder mit Sicherheit möglich war. Sollten diese Centriolen Neubildungen sein? Oder sollten sie ausgewählt sein aus den auf eine große Zahl vermehrten Centriolen des Muttercentrosoms? Hier wird doch, ehe zwingende Gründe dagegen sprechen, die Annahme die meiste Berechtigung haben, daß die beiden Centriolen unverändert fortbestehen und nur durch neben ihnen auftretende Körnchen von gleichem Aussehen — und wie unendlich wenig will dies bei Gebilden von solcher Kleinheit sagen — für einige Zeit nicht mehr erkennbar sind. Im übrigen sprechen meine Präparate entschieden gegen eine Entstehung dieser letzteren Körnchen durch Teilung der beiden Centriolen. Denn auf Stadien, wie dem der Fig. 57, wo die ersten überzähligen Körnchen aufzutreten pflegen, finde ich sie oft in der Peripherie des Centrosoms, in weitem Abstand von den beiden unverändert erscheinenden primären.

Das Wichtigste aber ist der Umstand, daß in den besprochenen ungünstigen Stadien sehr häufig eine besondere Struktur im Centroplasma nachweisbar ist, durch welche 2 Körnchen vor den anderen ausgezeichnet werden, so daß es kaum zu kühn sein dürfte, sie als die Centriolen in Anspruch zu nehmen. Diese Struktur ist eine fadenförmige Differenzierung, wie sie in Fig. 59, 60, 61 und 62

gezeichnet ist. Ich habe sie in so vielen Fällen gesehen, daß an eine Zufälligkeit des Präparates nicht zu denken ist. In seitlichen Ansichten der Teilungsfigur ist das Bild sehr ähnlich demjenigen der Platte in den Centrosomen der anderen Serie (Fig. 59), und es liegt auch in der That, wie verschiedene Einstellung lehrt, eine solche scheibenförmige Verdichtung hier vor. Allein in dieser ist, wie die Polaransichten ergeben (Fig. 60 u. 62), noch ein besonderes Fädchen vorhanden. Von Wichtigkeit ist nun, daß schon auf Stadien, wo die etwas auseinandergerückten Centriolen noch mit voller Sicherheit diagnostiziert werden können (Fig. 57), ein in wechselnder Weise sich darstellender Verbindungsstrang zwischen ihnen nachweisbar ist. Diesen Strang halte ich für identisch mit dem späteren Fädchen, und 2 an den Enden dieses Fädchens mehr oder weniger deutlich hervortretende Körnchen müssen dann die Centriolen sein. Am klarsten fand ich diese Verhältnisse auf einem Objektträger, den ich mehr als 14 Tage in der Hämatoxylinlösung belassen und dann sehr lange mit der Eisenlösung behandelt hatte. Fig. 61 ist diesem Präparat entnommen. Es zeigt sich hier ein hellerer Hof im Umkreis des Fädchens, so daß dieses mit seinen Endkörnchen in aller nur wünschenswerten Deutlichkeit hervortritt [1]). Auch ist gerade dieses Präparat durch das Fehlen anderer Körnchen sehr günstig. Aber auch, wo zahlreiche solche Körnchen vorhanden sind, wird man durch Vergleichung einer großen Zahl von Präparaten zu der Ueberzeugung gelangen, daß 2 von ihnen, immer an gleicher ausgezeichneter Stelle wiederkehrend, von besonderer Art sind.

Ist dieses richtig, so ergiebt sich aus der Vergleichung der einzelnen Stadien, daß die Verbindungslinie der Centriolen, die anfänglich jede beliebige Stellung einnehmen kann, später in bestimmter Weise orientiert wird. Sie stellt sich, wie mir scheint, zunächst senkrecht zur alten Teilungsachse und weiter in die Längsrichtung des Centrosoms. Da die beiden gestreckten Centrosomen fast ausnahmslos mit ihrer Längsachse parallel stehen, so folgt daraus eine parallele Stellung der Verbindungslinie der Centriolen und als weitere Konsequenz die bekannte Stellung der beiden nächsten Teilungsfiguren: parallel zu einander und senkrecht zu der alten (vgl. Fig. 70). Diese Stellungsveränderung der

---

1) Das Bild ist im höchsten Grade ähnlich dem in Fig. 21 von Diaulula gezeichneten (vgl. Mac Farland, Fig. 33).

Centriolen dürfte aber vermutlich in einer Abhängigkeit stehen von der Formveränderung der Centrosomen; unter der einfachen Annahme, daß die Centriolen im Centrosom bei gegebener Entfernung voneinander eine stabile Gleichgewichtslage einzunehmen bestrebt sind, müssen sie die konstatierten Lageveränderungen erleiden. Fraglich bleibt dann noch, wodurch die gleichsinnige Formveränderung an beiden Centrosomen bedingt ist. Die Abplattung senkrecht zur alten Teilungsachse erklärt sich leicht aus der Symmetrie der Teilungsfigur; was aber die parallele Streckung der beiden Centrosomen anlangt, so möchte ich auf die Thatsache hinweisen, daß die Teilungsachse des Eies niemals in einem Durchmesser, sondern stets ein wenig excentrisch liegt. Hat man nun die sich streckenden Centrosomen in polarer Ansicht vor sich, so zeigt sich, daß die Streckung fast ausnahmslos senkrecht zu dem das Centrosom in der Mitte durchschneidenden größten Kreis erfolgt. Dies weist aber darauf hin, daß die parallele Streckung der beiden Centrosomen durch eine Struktur des Zellkörpers bestimmt wird.

Wir haben bei Betrachtung der anderen Serie gesehen, wie dort gerade auf den nun folgenden Stadien äußerst scharfe Bilder zu Stande kommen, indem sich das zur Scheibe zusammengezogene Centrosom sehr stark färbt und dadurch besonders auf dem Durchschnitt aus der blassen Umgebung aufs deutlichste heraustritt. Die jetzt zu betrachtenden Präparate verhalten sich wesentlich anders, und es wäre mir wahrscheinlich nicht möglich gewesen, über die nun folgende wichtige Periode an ihnen zur Klarheit zu kommen, wenn ich nicht in dem mir aus der anderen Serie bekannten Verlauf einen Fingerzeig gehabt hätte, wonach zu suchen sei. Die Ungunst der Präparate für die fraglichen Stadien liegt darin, daß derjenige Teil des Centroplasmas, der bei der Umformung des Centrosoms abgestoßen wird, sich noch fast ebenso intensiv färbt, wie das reduzierte Centrosom selbst. Da er den scheiben- und später hantelförmigen Körper dicht umschließt, wird dessen Erkennung sehr erschwert. In Fig. 59 und 63—65 sind die besten Bilder reproduziert, die mir zu Gesicht gekommen sind. Nach der ausführlichen Beschreibung der anderen Serie kann ich mich darüber kurz fassen. Fig. 63 dürfte ungefähr der Fig. 30 entsprechen; die alte Grenze des Centrosoms beginnt zu verschwinden. Einen ähnlichen, etwas vorgeschrittenen Zustand, etwa dem der Fig. 32 u. 49 entsprechend, sieht man in Fig. 64. In

der Platte sind bereits zwei Verdichtungen ausgebildet, auf welche neue Radien centriert sind. Fig. 65 zeigt mit besonderer Klarheit das hantelförmige Doppelcentrosom; das Bild ist mit dem der Fig. 32 und 49 zu vergleichen.

Der Nachweis der Centriolen während dieser Periode ist an meinem Material höchst unsicher. Ich besitze kein Präparat, wo nicht wenigstens einige andere Körnchen in dem fraglichen Bereich vorhanden sind, so daß nur die Lage und die Beschaffenheit der Umgebung zwei davon als etwas Besonderes kenntlich machen kann. Was ich in Fig. 63 und 64 gezeichnet habe, giebt sonach nicht genau die betreffenden Präparate wieder, sondern es sind subjektive Bilder, in welche nur diejenigen Körnchen eingetragen sind, welche ich für die Centriolen halte. Ein hellerer Hof in ihrer Umgebung, in Fig. 64 auch die Richtung der neuen Radien, dienten hierbei als Kriterien. Das demonstrativste Präparat, das mir von den in Rede stehenden Stadien zu Gesicht gekommen ist, ist in Fig. 59 gezeichnet. In der linken Sphäre ist unten, in der rechten oben ein winziges schwarzes Körnchen zu sehen; beide sind auf einen größeren Bereich hin die einzigen, und ihre Lage stempelt sie zu Centriolen. In der anderen Centrosom-Anschwellung einer jeden Seite ist dagegen ein größerer Bereich dunkel gefärbt. Aehnlich verhält es sich mit dem Schnitt der Fig. 65, der ein etwas späteres Stadium darbietet.

Bis zu dem betrachteten Zustande hebt sich das Doppelcentrosom, wo es überhaupt deutlich erkennbar ist, als ein etwas dunklerer Bereich von der Umgebung ab. Wenn es sich nun dem Kernbläschen anzulegen beginnt, verliert es seine Färbbarkeit in Eisenhämatoxylin vollkommen und ist jetzt stets heller als die Umgebung. Dadurch wird es äußerst unscheinbar, und man muß schon suchen, um es zu finden. Als Wegweiser dienen die neuen Astrosphärenstrahlen (Fig. 66, 68) und, etwa vom Stadium der Fig. 66 an, die Centriolen. Mit der Färbbarkeit im ganzen verlieren sich nämlich in den Endanschwellungen des Doppelcentrosoms auch die überzähligen Körnchen, und es bleibt in jedem der beiden als helle Höfe erscheinenden Centrosomenenden ein einziges zurück, das als etwas Specifisches ebenso wenig verkannt werden kann, wie die 2 Körnchen auf dem Stadium der Aequatorialplatte.

Ein Stadium, etwa dem der Fig. 51 entsprechend, ist in Fig. 66 wiedergegeben, alle 4 Centriolen sind im gleichen Schnitt getroffen; das hantelförmige Centrosom ist als ein hellerer Bereich

zu erkennen. Zur Ergänzung gebe ich einen Schnitt in der dazu senkrechten Richtung (Fig. 67), wo die beiden Centriolen bei wechselnder Einstellung untereinander zum Vorschein kommen. Es ist beachtenswert, wie hier nicht nur die Form der Sphäre sich ganz anders darstellt, sondern auch die Form des Kernes, ja des Zellkörpers, eine andere ist. Der schon in der ersten Serie konstatierte Zusammenhang zwischen der Stellung des Centrosoms und der Form des Kernes giebt sich also auch hier aufs deutlichste zu erkennen.

Den Bildern Fig. 33 und 34 entspricht ungefähr das der Fig. 68. Die Tochtercentrosomen sind am Kern herabgerückt, sie sind größer geworden, zeigen sich aber in ihrer Form noch immer beeinflußt durch den sie verbindenden Stiel, der hier freilich in seinem mittelsten Teile mehr zu erraten als wirklich klar zu sehen ist. Schon auf diesem Stadium glaubte ich einige Male die Teilung der Centriolen beginnen zu sehen.

Recht abweichend von dem oben beschriebenen Verhalten der Radiensysteme ist das Aussehen der Sphären in den entsprechenden Bildern unserer Serie, sowohl in der Form, wie in der Beschaffenheit der Radien. Der erstgenannte Unterschied hängt offenbar mit der verschiedenen Form des Zellkörpers zusammen, indem, was hier nur nebenbei erwähnt sei, die Teilung in den Eiern der ersten Serie durch eine bis zur völligen Trennung führende Einschnürung, in der zweiten in der Hauptsache durch Bildung einer Zellplatte geschieht. Ein Blick auf die einzelnen Bilder lehrt, wie in jedem Falle die Konturen der Zelle denen der beiden Sphären ungefähr folgen. Ob nun auch die Strukturunterschiede — vor allem das Fehlen der in der ersten Serie so auffallenden Verdichtungszone — hiermit zusammenhängen, muß ich unentschieden lassen.

In einem wichtigen Punkte aber stimmen beide Serien vollkommen überein, darin nämlich, daß hier wie dort die Enden des hantelförmigen Centrosoms neue Strahlencentren darstellen, die die Elemente der alten Sphäre allmählich zu neuen auf sie gerichteten Radien umordnen.

Dieses Ziel ist vollkommen erreicht in dem Bilde der Fig. 69, wo wir zwei neue Radiensysteme vor uns haben, die aber doch in ihrer gemeinsamen Form noch die Gestalt der alten Sphäre erkennen lassen. Die Centrosomen, an nahezu opponierten Seiten des Kernes angelangt, liegen der Kernmembran nicht direkt auf; vielmehr ist der Kern an diesen beiden Enden auffallend ab-

gestumpft, und zwischen der Kernmembran und dem Centrosom findet sich ein kegelförmiger Bereich, der keine Radiärstruktur erkennen läßt. Die Centrosomen selbst sind gewachsen und beginnen sich abzurunden, die Centriolen sind in Teilung begriffen.

Ich schließe die Betrachtung dieser Serie mit dem Stadium der Kernauflösung ab (Fig. 70). Der Anschluß an das vorige Bild ist ein sehr enger. Man kann auch hier noch erkennen, daß zwischen Kern und Centrosomen ein Abstand war, so daß die in Differenzierung begriffenen Spindelfasern zwar zum größten Teil aus achromatischen Bestandteilen des Kernes, in ihren Endabschnitten aber aus Material, das außerhalb des Kernes gelegen war, entstehen. Die Centrosomen sind abermals etwas gewachsen und nahezu kugelig geworden; sie nehmen noch immer keine Spur von Färbung an. In 3 von den 4 Centrosomen sind die Centriolen sicher geteilt.

Auf eine Abbildung der ausgebildeten Teilungsfigur kann ich verzichten, da sie mit der ersten Spindel vollkommen übereinstimmt.

Ich habe im Vorstehenden den Cyklus der Centrosomen-Metamorphose von der fertigen ersten Teilungsfigur bis zu annähernd dem gleichen Zustande der nächsten Zellgeneration verfolgt, anstatt, wie die meisten Autoren dies bisher gethan haben, mit der Befruchtung zu beginnen und den Verlauf nicht weiter als nach erfolgter Teilung zu betrachten oder noch früher abzubrechen [1]). Es bestimmte mich dazu vor allem der Grund, daß ich für die Schicksale der Centrosomen von der Befruchtung bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel nicht alle Stadien in solcher Klarheit besitze, wie für den weiteren Verlauf. Sodann aber war für die Wahl der späteren Periode auch noch der Umstand bestimmend, daß die Entstehung der beiden ersten Teilungscentren aus dem Spermacentrosoma bei aller Uebereinstimmung mit dem weiteren Verlauf doch ein Specialfall ist, der überdies nicht den ganzen Cyklus von einer Zellteilung bis zum gleichen Punkt der nächsten umfaßt. Das Spermacentrosom ist ein specifisch ausgebildetes Centrosom, wie der Spermakern ein besonderer

1) Hierbei ist allerdings zu bemerken, daß Reinke (91) und Erlanger (36) wohl versucht haben, die von ihnen beobachteten Centralgebilde noch weiter zu verfolgen, daß ihnen dies aber nicht gelungen ist.

Kern ist. Einen Punkt aus der Geschichte der Centrosomen im befruchteten Ei darf ich jedoch nicht völlig übergehen. Von verschiedenen Autoren, zuerst von mir selbst, wurde an der Basis des eingedrungenen Spermatozoonkopfes ein kleines, intensiv färbbares Körperchen als Centrum einer Strahlenfigur beschrieben und als Centrosom bezeichnet. Die Frage ist: haben wir dieses Körperchen wirklich als ein Centrosom oder nur als ein Centriol aufzufassen? — womit die weitere Frage zusammenhängt, ob das Spermatozoon ein Centralkörperchen oder vielleicht nur ein nacktes Centriol ins Ei einführt.

Hierauf vermag ich nun zu antworten, daß das von mir an frisch eingedrungenen Spermaköpfen beobachtete Körperchen ohne Zweifel als Centrosom anzusehen ist[1]). Zum Beweis gebe ich ein Bild (Fig. 55a und b, Taf. IV), welches in einem Ei mit II. Richtungsspindel den bereits gedrehten Spermakern und auffallend weit von ihm abgerückt, umgeben von einer kleinen Astrosphäre, ein tief dunkelgrau gefärbtes Körperchen zeigt, das die Form eines abgestumpften Kegels besitzt, dessen dem Kern zugekehrte Basis sockelartig verbreitert, dessen abgestumpfte Fläche leicht gerundet ist. Genau die gleiche Form habe ich wiederholt konstatiert. Bei sehr starker Vergrößerung und intensivem Licht glaube ich mit Sicherheit noch ein ganz kleines schwarzes Pünktchen im Centrum erkennen zu können, wie dies in Fig. 55b angedeutet ist. Einen etwas späteren Zustand findet man in Fig. 71 (Taf. V) dargestellt. Das gewachsene Centrosom ist blasser gefärbt und läßt aufs klarste 2 schwarze Körnchen, die Centriolen, erkennen. Noch stärker gewachsen ist das Spermacentrosoma der Fig. 72 (Taf. V), dementsprechend sind auch die Centriolen weiter voneinander entfernt.

Wir haben demnach schon auf diesem frühen Stadium ein Gebilde von ganz der gleichen Beschaffenheit wie später: einen größeren Körper, das Centrosom, mit einem Centralgebilde, dem Centriol. Daß nicht das ganze Körperchen der Fig. 55 ein Centriol sein kann, ergiebt sich schon aus seiner viel beträchtlicheren Größe, welche noch gestattet, die Form mit voller Sicherheit zu bestimmen, was bei den Centriolen nicht möglich ist.

Aus dem Gesagten folgt, daß ich, in Uebereinstimmung mit Wilson und R. Hertwig, vollständig an meiner früheren Angabe

1) Das von Kostanecki (72) abgebildete Korn dagegen ist, seiner Größe nach zu urteilen, das Centriol.

festhalten muß, wonach die beiden relativ großen Kugeln, die ich in der Furchungsspindel als Centrosomen bezeichnet habe, durch Wachstum aus den beiden Teilstücken des Spermacentrosoms hervorgehen. So beträchtlich dieses Wachstum auch ist, so ist es doch kaum größer als das eines zu seiner vollen möglichen Größe anwachsenden Spermakernes; in welch letzterer Größenzunahme niemand etwas Auffallendes findet.

Ist diese Beziehung klargestellt, so fragt es sich noch, in welchem Teile des Spermatozoon wir das im Ei auftretende „Sperma-Centrosoma" zu suchen haben. Ich bin der erste gewesen, der, wenn auch nur vermutungsweise, das Spermacentrosoma vom Mittelstück des Samenfadens ableitete[1]). In meiner Schrift vom Jahre 1895 sind diese Verhältnisse nicht eingehender berührt; es heißt dort nur gelegentlich, daß sich das Centrosom „aus der Region des Mittelstückes" ablöse. Da ich nämlich damals freie Spermatozoen nicht untersucht hatte, war ich nicht sicher, ob das ganze Mittelstück oder nur ein Teil desselben das Centrosom repräsentiere. Ich habe nun in Fig. 14a—c (Taf. I) einige freie Spermatozoen von Echinus microtuberculatus abgebildet, welche zeigen, daß das Mittelstück dem späteren Spermacentrosoma sehr ähnlich ist, nur in allen Fällen ganz deutlich etwas größer. Ich möchte demnach annehmen, daß im freien Spermatozoon das Centrosom noch von einer Hülle umschlossen ist, die im Ei schwindet, daß aber das Mittelstück an essentiellen Bestandteilen nichts weiter als das Centrosom enthält. Wie man also — nicht ganz exakt — den Kopf des Samenfadens mit dem Spermakern identifiziert, so wird man das Mittelstück dem Centrosom gleichsetzen dürfen.

Hier habe ich noch einmal auf die schon im Abschnitt A (S. 17) beschriebenen konzentrisch entfärbten Spermatozoen zurückzukommen, die in Fig. 14d—h (Taf. I) abgebildet sind und die im Mittelstück zwei dunklere Stellen von verschiedener Größe und etwas wechselnder Form erkennen lassen. Daß diese Differenzierungen den Centriolen entsprechen, ist nach ihrer Form nicht

1) In den Diskussionsbemerkungen zu meinem am 20. Dezember 1887 in der Ges. f. Morph. u. Phys. in München gehaltenen Vortrag heißt es (11, S. 163): „Herr Dr. Boveri bemerkt, daß auch beim Spermafaden das Centrosoma auf und nicht im Kerne liege und wahrscheinlich dem Mittelstück entspreche".

anzunehmen, wenn sie auch diese Körnchen in sich enthalten mögen. Ueberhaupt ist es fraglich, ob wir in dieser Duplicität des Mittelstückes eine Eigenschaft lebensfrischer Spermatozoen erblicken dürfen; denn die fraglichen Samenfäden hängen einem 25 Minuten nach dem Spermazusatz abgetöteten Ei außen an und waren zu dieser Zeit wahrscheinlich bereits abgestorben. Nichtsdestoweniger ist die Erscheinung interessant. Sie kann kaum etwas anderes bedeuten als einen Anlauf zur Zweiteilung des Spermacentrosoma, der vielleicht als Absterbeerscheinung eintritt, jedenfalls aber in der normalen Entwickelungstendenz dieses Körperchens, wie sie sich im Eiprotoplasma entfalten würde, begründet sein muß.

---

b) Litteratur.

Es ist sehr lehrreich, vor Betrachtung der neueren Arbeiten einen kurzen Blick auf die grundlegenden Untersuchungen von O. Hertwig (60) und Fol (42) zu werfen, da schon hier einige Angaben über die Centrosomen zu finden sind, die bei aller, sowohl in der damaligen Fragestellung, wie in der Technik begründeten Unvollkommenheit, doch in mancher Hinsicht über das hinausgehen, was neuerdings an Schnitten, mit komplizierten Färbungsmethoden und weit überlegenen optischen Hilfsmitteln, zur Anschauung gebracht werden konnte.

O. Hertwig giebt für die erste Teilungsfigur des Toxopneustes- (Strongylocentrotus-)Eies an (S. 62), daß die Spitze der Spindel als ein besonders deutlich erkennbares, dunkler geronnenes Korn hervortrete [1]). Er muß also, wenn auch wohl in etwas verdorbener Gestalt, die Centrosomen vor sich gehabt haben [2]). Ganz

1) Nach einer Serie von Echinus-Eiern, die mit Strongylocentrotus-Sperma befruchtet sind, möchte ich annehmen, daß die Centrosomen bei letzterer Art auf dem Stadium der Aequatorialplatte beträchtlich kleiner sind als bei Echinus. Aus dieser Differenz dürften sich vielleicht auch einige von den meinigen abweichende Angaben von Fol und Reinke erklären.

2) Die erste Beschreibung und Abbildung von Centrosomen hat, worauf Fürst und Erlanger aufmerksam gemacht haben, Flemming (39) gegeben. Als zweite Angabe haben wir die oben citierte von O. Hertwig anzusehen, die wie diejenige Flemming's aus dem Jahre 1875 stammt. Erst als dritter in dieser Reihe der

unzweideutig zeigen seine Bilder von Stadien mit Tochterplatten (Fig. 23 und 24) die scheibenförmig abgeplatteten Centrosomen, die im Text (S. 63) als dunkle, scharf begrenzte Streifen beschrieben werden. Auch erkennt man aus der Beschreibung S. 64 und den allerdings nicht guten Abbildungen Fig. 25 und 26, daß O. Hertwig noch während der beginnenden Kernrekonstruktion, auf Stadien, die etwa meiner Fig. 32 entsprechen mögen, das gestreckte (hantelförmige) Centrosom, und zwar in dem Ei der Fig. 25 der Länge nach, in dem der Fig. 26 im optischen Durchschnitt gesehen hat. —

Noch näher der Wirklichkeit kommen einige Abbildungen von Fol (42), gleichfalls von Strongylocentrotus-Eiern. Fig. 12 (Taf. VI) zeigt unter *ac* offenbar körnig zerfallene Centrosomen, wie überhaupt Fol auch auf späteren Stadien die Centrosomen des Seeigel-Eies meist in einem Zustande körnigen Zerfalles, als „amas granuleux“, gesehen hat. Fig. 13 (Taf. VI) dürfte meiner Fig. 30 entsprechen, den Uebergang zur Abplattung vorstellend, welch letzterer Zustand aufs klarste in Fig. 14 abgebildet ist. Ganz ähnliche, in gewisser Beziehung besser erhaltene Bilder sind auf Taf. VII zu sehen. Fig. 15 und 17 (Taf. VI) zeigen die abgeplatteten Centrosomen neben den sich bildenden Tochterkernen, in Fig. 6 und 7 (Taf. VII) haben wir offenbar das hantelförmige Doppelcentrosom im optischen Durchschnitt zu erkennen. Weiter hat Fol die Centrosomen nicht verfolgen können. Er hält sie auf dem letzten Stadium für rundliche Körperchen und läßt sie sich schließlich mit dem Kern vereinigen (S. 180), woran ja so viel richtig ist, daß sie sich etwa zu dieser Zeit dem Kerne dicht auflegen.

Von Fol's letzter Arbeit (43) kommen für unser Thema nur Fig. 9 und 10 in Betracht. Die letztere könnte in dem verdorbenen Centrosom (Fol's Astrocoele) das noch ungeteilte Centriol darstellen, in Fig. 9 dagegen handelt es sich ohne Zweifel um grobe Artefakte, auf deren Analyse ich verzichten zu dürfen glaube. —

Ich schließe hier eine Besprechung der kurzen Mitteilung von Reinke (91) an, weil die Befunde dieses Autors sehr nahe mit

---

Centrosomen-Entdecker wäre Van Beneden (3) zu nennen, der 1876 (nicht 1874, unter welcher Jahreszahl die Arbeit irriger Weise bei Van Beneden und Neyt citiert ist) diese Körperchen bei Dicyemiden beschrieben und abgebildet hat.

den alten Angaben FOL's übereinzustimmen scheinen, und weil REINKE zu denjenigen Autoren gehört, welche nicht die Centriolen, sondern die ganzen Centrosomen, wenn auch in verdorbenem Zustande, gesehen haben. Da seine Schrift der Abbildungen entbehrt, ist eine völlig sichere Deutung dessen, was er beschreibt, nicht möglich. Er findet im Spindelpol ein Häufchen intensiv färbbarer Kügelchen, deren Zahl er auf 1—2 Dutzend schätzt und die er „Centralkörperchen" nennt. Diese Körnchen sind, wie sich aus meiner Darstellung der Verhältnisse ergeben wird, weder Centralkörperchen (Centrosomen), noch Centriolen, sondern lediglich Zerfallsprodukte des Centrosoms. Was REINKE auf diesem Stadium unter „Sphäre" versteht, vermag ich ohne Kenntnis seiner Präparate nicht festzustellen; sicher ist nur, daß REINKE diesen Ausdruck nicht im Sinne VAN BENEDEN's gebraucht, denn für eine „sphère attractive" auf dem Stadium der Aequatorialplatte muß strahlige Struktur als eines der obersten Characteristica gelten. Wenn REINKE von späteren Stadien schreibt, daß die Sphäre die Gestalt einer bikonvexen Linse, dann einer Birne annimmt, während die „Gruppe der Centralkörperchen" in eine tellerförmige Platte übergeht, so hat er hier offenbar ähnliche Bilder vor sich gehabt, wie sie in meinen Figg. 31 und 32 zu sehen sind. Was er Gruppe der Centralkörperchen nennt, ist das körnig zerfallene Centrosom. Ueber das Stadium der Abplattung hinaus vermochte REINKE dieses Gebilde nicht zu verfolgen.

Hinsichtlich dessen, was REINKE über meine frühere Arbeit sagt, möge die oben gegebene ausführliche Darstellung meiner Befunde als Erwiderung angesehen werden, der ich nichts hinzuzusetzen brauche. Nur gegen den Vorwurf, ich hätte FOL ganz unberechtigter Weise „naive Täuschungen imputiert", muß ich mich verwahren, indem ich mir bewußt bin, bei der Beurteilung der FOL'schen Darstellung mit all der Vorsicht vorgegangen zu sein, die man den Angaben eines anderen Autors schuldet. Man mag die Täuschungen, die FOL von den verschiedensten Seiten völlig übereinstimmend nachgewiesen worden sind, nennen, wie man will, jedenfalls hat er, wie vor allem seine Fig. 1 zeigt, ganz zufällige Strukturen für Centrosomen gehalten. Nichts anderes aber habe ich von ihm behauptet. —

Ganz kurz sei hier der Angaben BÜTSCHLI's (26) gedacht, der lediglich dem Centrosom im Stadium der Aequatorialplatte eine bildliche Darstellung und kurze Beschreibung vom Standpunkte

seiner Strukturlehre des Protoplasmas gewidmet hat. Ich kann dieses Bild nur so deuten, daß die „wenig umfangreiche Zone unregelmäßig netzigen Plasmas“ das Centrosom darstellt. Was Bütschli als solches auffaßt, nämlich einen centralen Bereich dieser Zone, der „aus drei mit stark gefärbten Wandungen versehenen Bläschen zu bestehen scheint“, kann meines Erachtens nur eine sei es natürliche, sei es künstliche Verdichtung im Innern des Centrosoms sein. Die Deutung als Centriol ist für das, was Bütschli zeichnet, ausgeschlossen. —

Von den wichtigen Arbeiten Wilson's kann ich die erste, gemeinsam mit A. P. Mathews herausgegebene hier übergehen, da ich sie bereits in meiner früheren Mitteilung kurz besprochen habe und da alle für unser Thema in Betracht kommenden Punkte in der zweiten Abhandlung (105) eine erneute Darstellung gefunden haben. Trotz mancherlei widersprechender Befunde stimmen Wilson's Angaben doch in einem der wesentlichsten Punkte mit den meinigen überein, und zwar noch viel besser, als Wilson selbst annimmt und bei der Kürze meiner früheren Mitteilung und dem Mangel an Abbildungen annehmen konnte. Wie er zutreffend bemerkt, ist das, was er mit Strasburger „Centrosphäre“ nennt, das Centrosom, und zwar, wie ich hinzufügen möchte, nicht allein das Centrosom meiner Auffassung; vielmehr entspricht es genau demjenigen Gebilde anderer Zellen, welches ursprünglich als Centralkörper oder Centrosom bezeichnet worden ist und von den meisten Autoren noch jetzt so bezeichnet wird (siehe den allgemeinen Teil und den Abschnitt Nomenklatur). Der Hauptgrund für Wilson, das Wort Centrosphäre vorzuziehen, ist wohl der gewesen, daß die so bezeichnete Bildung sich in seinen Präparaten viel weniger deutlich von der Sphäre abhebt als in meinen, wo sie auf den meisten Stadien als ein wirklicher „Körper“ erscheint; übrigens nennt Wilson seine Centrosphäre auch gelegentlich „central body“, so daß die Bezeichnung „Centralkörperchen“ auch ihm nicht völlig unpassend erscheinen kann.

Wilson konnte mit Sicherheit verfolgen, daß die beiden Centrosomen (Centrosphären) der Spindel von dem Mittelstück des eingedrungenen Spermatozoon abzuleiten sind. Diese Angabe stimmt mit meinen früher schon kurz mitgeteilten Befunden völlig überein, und der Gegensatz, den Wilson konstatiert, liegt nur darin, daß er annimmt, das Körperchen, welches ich als Centrosom des Spermakopfes bezeichnet habe, sei nur eine centrale Differenzierung seiner „central mass“, eine Annahme, die allerdings bei

der Kürze meiner Darstellung und bei der nichtssagenden Bezeichnung des Centrosoms als eines winzig kleinen Körnchens sich wohl unwillkürlich aufdrängen mußte[1]). Wie nun meine oben besprochenen Abbildungen lehren, ist mein Spermacentrosoma das Gleiche, was WILSON in seiner Textfigur I als „central mass" benennt, nämlich das — wenig verkleinerte — Mittelstück. Aber dieses Mittelstück sieht in seinen Präparaten etwas anders aus als in den meinigen, es ist von Anfang an größer, mehr kugelig und färbt sich offenbar nur blaß, was wahrscheinlich in einer Verschiedenheit der untersuchten Arten seinen Grund hat.

Viel erheblichere Unterschiede ergeben sich hinsichtlich der späteren Schicksale der Centrosomen (Centrosphären). Auch WILSON beobachtete ihre starke Aufquellung während der Metakinese, so daß zunächst unsere Ergebnisse in der Hauptsache übereinstimmen. Allein während nach meinen Präparaten auf Stadien später Anaphase sich aus dem großen Centrosom eine Platte differenziert und der Rest abgestoßen wird, um sich alsbald mit der Sphäre zu vermengen und radiäre Struktur anzunehmen, findet WILSON noch auf solchen Stadien nichts anderes als seine riesig aufgequollene Centrosphäre, ohne jede Spur der scheibenförmigen Differenzierung. Ebensowenig scheint in seinen Präparaten von dem charakteristischen hantelförmigen Doppelcentrosom etwas nachweisbar zu sein und von der nach meinen Befunden schon so frühzeitig sich ausprägenden Doppelstrahlung. Demgemäß ist auch die Ableitung der beiden neuen Centrosomen von dem alten bei WILSON eine etwas unsichere; er glaubt (p. 463), daß die neuen Centrosphären von den Resten der alten, die er auf einem gewissen Stadium sich plötzlich rapid verkleinern läßt, herstammen.

Wie die Bilder, mit denen WILSON diese Stadien illustriert, zu erklären sind, wage ich nicht zu entscheiden. Sollte es sich lediglich um die Wirkung verschiedener Konservierungsmittel

---

1) Ich habe auf S. 17 meiner früheren Arbeit ein Präparat genauer beschrieben, wo im gleichen Schnitt mit der zweiten Richtungsspindel der fast völlig gedrehte Spermakern enthalten ist, „noch kegelförmig, also mit der Basis nach innen gerichtet, und davor das Spermacentrosoma von deutlicher Strahlensonne umgeben". Es ist dies das Präparat, welches in Fig. 55a (Taf. IV) dieser Arbeit reproduziert und von welchem die Sperma-Elemente in Fig. 55b stärker vergrößert abgebildet sind. Es ist also daraus zu ersehen, was ich damals, genau wie jetzt, unter dem Spermacentrosom verstanden habe.

handeln, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß meine Präparate die besser erhaltenen sind. Wilson's Bilder wären dann so zu erklären, daß — schon vom Stadium der Aequatorialplatte an — das Centroplasma in seinen Präparaten zu einer Art Detritus verdorben ist, in dem alles feinere Detail untergegangen ist. Wie ungemein leicht zerstörbar Centrosom und Sphäre gerade in der Periode der Differenzierung der Platte sind, dafür habe ich in einer sonst nicht schlecht konservierten Serie die deutlichsten Beweise.

Wilson's Fig. IX und X A würden sich nach meiner Meinung nicht lediglich durch das Stadium voneinander unterscheiden, sondern vor allem dadurch, daß sie verschiedene Ansichten bieten, die um 90° gegeneinander gedreht sind. Fig. IX würde meiner Fig. 67, Fig. X A meiner Fig. 66 entsprechen. Auch hier aber wären die Centrosomen selbst nicht erhalten, so daß sich nur aus der Form des strahlenfreien Bereiches ungefähr ihre Gestalt bestimmen läßt. Endlich wäre anzunehmen, daß in den Sphären der Fig. X A schon eine dicentrische Radienanordnung, wenn auch noch äußerst unbestimmt, ähnlich meiner Fig. 66, vorhanden sein müßte.

Stimmen Wilson und ich bis hierher wenigstens in der Auffassung fast völlig überein, so ergiebt sich nun zwischen seinen Untersuchungen und meinen neueren ein voller Gegensatz bezüglich der Centriolen. Diese sind nach Wilson nicht ursprünglich im Spermacentrosoma vorhanden, sondern sie entstehen „endogen“ in den bereits opponiert liegenden Centrosomen der ersten Teilungsfigur, zunächst eines oder 2, um allmählich an Zahl immer mehr zuzunehmen und sich schließlich als die Knotenpunkte des Centrosphären-Netzwerkes darzustellen. Mit diesem Netzwerk gehen die Centriolen bei der Verkleinerung der Centrosphäre zu Grunde, und erst in den neuen Tochtercentrosphären treten wieder neue auf. — Ich glaube nicht, daß Wilson diesen Standpunkt heute noch vertreten wird, so wenig wie ich selbst angesichts der neueren Arbeiten und vor allem meiner eigenen neuen Untersuchungen meine frühere der Wilson'schen in gewisser Beziehung ähnliche Ansicht aufrecht erhalten konnte. —

Aus der sehr interessanten Arbeit von R. Hertwig (64) über die Entwickelung des unbefruchteten Seeigel-Eies habe ich hier nur die Angaben über das Spermacentrosoma kurz zu erwähnen, die in dem Satze gipfeln, daß das ganze Mittelstück des Spermatozoon als Centrosoma anzusehen sei. Wie das oben Gesagte lehrt, stimme ich diesem Satze von jeher im wesentlichen

vollkommen zu, nur mit dem geringfügigen Unterschiede, daß ich auf Grund von Größenvergleichungen annehmen muß, daß das Centrosom im Mitttelstück des Spermatozoon noch von einer dünnen Hülle umgeben ist, die im Ei verschwindet. Sehr groß ist die Uebereinstimmung zwischen R. Hertwig's Fig. 65 und meiner Fig. 55b; in beiden sieht man einen lang ausgezogenen Spermakern und eine Strecke von der Basis desselben entfernt ein dunkel färbbares Körperchen, welches von einer Strahlung umgeben ist. In zwei Punkten verlangt jedoch mein Präparat eine andere Deutung, als R. Hertwig dem seinen gegeben hat. Erstens ist das dunkle Körperchen in meinem Präparat unzweifelhaft das Centrosom und nicht, wie R. Hertwig sein Bild und auch meine frühere Angabe deutet, nur ein Teil desselben. Dies geht mit voller Sicherheit daraus hervor, daß die in unübertrefflicher Klarheit konservierten Radien einzig und allein auf dieses Körperchen centriert sind. Zweitens aber lehrt eine Vergleichung meines Bildes mit den früheren Stadien, daß dieses Körperchen nicht lediglich eine Kappe des aufgequollenen Mittelstückes, sondern in der Hauptsache dieses selbst ist. Die ungemein verschwommenen zwei Linien, die in meinem Präparat ganz ähnlich wie in demjenigen R. Hertwig's vom Spermakern gegen das Centrosom ziehen, in meinem Falle aber dieses nicht erreichen, sondern divergierend endigen, umschließen sicherlich kein körperliches Gebilde; ich halte es für sehr wohl möglich, daß wir in ihnen die geplatzte Hülle zu sehen haben, aus welcher das Centrosom selbst herausgetreten ist. —

Auch Doflein (31) kommt zu dem Ergebnis, daß das gesamte Mittelstück des Seeigel-Spermatozoon dem Centrosom entspricht. Doch sind die weiteren Veränderungen, die er von diesem Teile im Ei beschreibt, unzweifelhaft pathologischer Natur, wie das bei Eiern, die mit Chloralhydrat oder Strychnin behandelt waren, nicht anders erwartet werden kann. —

Schließlich bleiben noch die Arbeiten von Hill (67), Kostanecki (72) und Erlanger (36) zu betrachten übrig, welche drei Autoren darin übereinstimmen, daß sie das — von Hill und von Kostanecki unabhängig entdeckte — Centriol als Centrosom erklären, wobei entweder jeder specifische Bereich um dasselbe überhaupt geleugnet oder, wenn anerkannt, zur Astrosphäre gerechnet oder als ein besonderer Bereich zwischen „Centrosom“ und Sphäre unterschieden wird.

Was zunächst die Arbeit von Hill anlangt, so besteht zwischen

ihm und mir, soweit seine ziemlich fragmentarischen Untersuchungen reichen, fast nur ein Unterschied in der Benennung. In seiner Fig. 6 finde ich sehr deutlich die Centrosomen mit den Centriolen abgebildet; die Zeichnung erinnert sehr auffallend an meine Fig. 70 (Taf. V) vom Zweizellenstadium. —

Das Verdienst von KOSTANECKI's Untersuchungen liegt darin, daß er auf einigen Stadien die Centriolen (von ihm Centrosomen genannt) sehr klar beobachten konnte und zuerst richtig in ihrer außerordentlichen Kleinheit abgebildet hat. Gegenüber seiner Negation eines abgegrenzten Gebildes im Umkreis des Centriols glaube ich den gleichen Einwand geltend machen zu dürfen, den FÜRST (46, S. 109 u. 110) gegen KOSTANECKI's und SIEDLECKI's ganz entsprechende Angaben über das Ascaris-Ei erhoben hat. Die Abbildungen, soweit sie nicht überhaupt für mich und gegen KOSTANECKI sprechen, glaube ich so erklären zu müssen, daß in den fraglichen Eiern eine sehr dicht gefügte Sphäre unmittelbar bis an das in der Färbung nicht unterschiedene Centrosom heranreicht. Daß man unter solchen Umständen leicht zu der Annahme verleitet werden kann, die radiäre Struktur erstrecke sich bis an das Centriol, davon habe ich mich selbst in ähnlichen Fällen überzeugt. Es scheint mir übrigens sehr bezeichnend zu sein, daß man fast nur mit der Lupe imstande ist, in KOSTANECKI's Figuren, besonders in Fig. 4 und 5, die gezeichneten Sphärenstrahlen bis an das schwarze Pünktchen zu verfolgen. Für mein bloßes Auge verlieren sich die Radien gegen das Centrum in ein gleichmäßiges, fast homogenes Areal. Nun ist wohl kaum anzunehmen, daß KOSTANECKI das mikroskopische Bild größer gesehen hat, als er es zeichnet; alles, was in der Zeichnung nur mit der Lupe erkennbar ist, kann als im Präparat überhaupt nicht erkennbar gewesen sein. — Schließlich aber verweise ich auf meine Beschreibung und meine Abbildungen. Es scheint mir, daß ein Gebilde, welches sich mit solcher Klarheit darstellen und durch alle Phasen des Zellteilungsprozesses unter ganz gesetzmäßiger Metamorphose verfolgen läßt, wie das von mir beschriebene Centrosoma, einer Anzweifelung hinsichtlich seiner Realität nicht mehr ausgesetzt sein dürfte. —

Wie KOSTANECKI, so betrachtet auch ERLANGER ein kleines, sich intensiv färbendes Körperchen als Centrosom. Nach seiner Beschreibung ist jedoch nicht anzunehmen, daß er die Centriolen, wie sie von KOSTANECKI und von mir dargestellt worden sind, gesehen hat. Denn er vermag an der von ihm beobachteten

Bildung eine „Zusammensetzung aus mehreren Bläschen oder Alveolen“ zu erkennen, was an den Centriolen ihrer ungeheuren Kleinheit wegen unmöglich ist. ERLANGER's Bilder dürften also wohl so zu erklären sein, daß sich Teile des zerstörten Centrosoms an die Centriolen angesetzt und mitgefärbt haben. Interessant ist ERLANGER's Fig. 9, welche sehr deutlich das scheibenförmige Centrosom mit 2 Centriolen erkennen läßt (von ihm natürlich anders gedeutet). Ein ähnliches sehr verschwommenes Bild zeigt seine Fig. 10 von einem Stadium, wo die Chromosomen sich gerade in einzelne Bläschen umzuwandeln beginnen. Ueber dieses Stadium hinaus hat ERLANGER weder von dem Centrosom, noch von den Centriolen (seinen Centrosomen) irgend etwas erkennen können, ein Umstand, der neben dem Aussehen seiner Abbildungen gewiß zu dem Schlusse berechtigt, daß seine Präparate nicht aufs beste erhalten waren, und daß sie ihm auch in den früheren Stadien nicht alles so, wie es im Leben vorhanden ist, dargeboten haben.

---

4. Die Centrosomen bei der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala.

Dieses Objekt, an dem ich vor 13 Jahren den ersten Nachweis von der Persistenz der Centrosomen und ihrer Vermehrung durch Zweiteilung erbrachte, sei hier als letztes besprochen. Trotz mancher Anschlüsse an die Verhältnisse des Seeigel-Eies führt es uns in der Einfachheit des Teilungsvorganges wieder auf unser erstes Objekt, die Spermatocyten von Ascaris, zurück.

a) Eigene Beobachtungen.

Wie am Seeigel-Ei verfolge ich auch hier eine Periode, die sich von dem Stadium der fertigen Spindel des befruchteten Eies bis zu dem gleichen Stadium in den beiden Tochterzellen erstreckt. Ebenso wie dort soll der Verlauf an zwei Serien von Bildern betrachtet werden, die sich bei unserem Objekt allerdings nur durch den verschiedenen Grad der Entfärbung unterscheiden: zuerst an solchen, welche das Centrosom in seiner jeweiligen vollen Größe schwarz gefärbt zeigen, und dann an stark entfärbten Schnitten, wo in dem blassen Centrosom die Centriolen zu sehen sind.

Bezüglich der Art und Weise, wie sich die Ascaris-Eier dem Eisenhämatoxylin gegenüber verhalten, verweise ich auf die Arbeit von Fürst (46) und auf das im Abschnitt A Gesagte. Wie Fürst gezeigt hat, sind die Ergebnisse der Färbung bei allen überhaupt brauchbaren Konservierungsarten die gleichen. Als vorzügliches Härtungsmittel bewährte sich mir schon seit längerer Zeit eine Mischung von 100 Teilen 70-proz. Alkohol und 5 Teilen Eisessig. Alle abgebildeten Schnitte, mit Ausnahme des in Fig. 109 (Taf. VIII) gezeichneten, stammen von solchem Material.

Schon Fürst hat den Satz ausgesprochen, daß man die mit Eisenhämatoxylin als schwarze Kugeln sich darstellenden Centrosomen von Ascaris zwar durch Entfärbung willkürlich verkleinern, nicht aber durch Ueberfärbung künstlich vergrößern kann. Meine eigenen Untersuchungen bestätigen dies vollkommen. Es sind mir zwar Fälle vorgekommen, wo in wenig entfärbten Schnitten eine centrale Zone der Sphäre (Markschicht) einen grauen Ton bewahrt hatte, während die Rindenschicht bereits sehr hell war; allein niemals ist die Markschicht wirklich schwarz wie das Centrosom, so daß dieses auch in solchen Fällen noch als eine scharf begrenzte Kugel nachweisbar bleibt.

Dagegen ist bei starker Differenzierung die größte Wahrscheinlichkeit gegeben, daß die schwarze Kugel durch konzentrische Entfärbung verkleinert ist, wie in Fig. 88 u. 89a und b (Taf. VI) zu sehen ist. Um also die Centromen des Ascaris-Eies mit Eisenhämatoxylin in ihrer vollen Größe darzustellen, ist es notwendig, den Farbstoff nicht zu stark auszuwaschen. Speciellere Angaben hierzu lassen sich nicht machen, da in den Eiern mancher Würmer die Centrosomen den Farbstoff viel zäher festhalten als in anderen.

Für den Fall nun, daß ein künftiger Untersucher dieses Objektes trotz Beachtung der gegebenen Vorschrift jene großen schwarzen Kugeln, wie sie in meinen Figg. 85—87 abgebildet sind, nicht erhalten sollte, möchte ich bemerken, daß in den Eiern verschiedener Würmer nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten in der Centrosomengröße vorkommen, und daß die in Fig. 85—87 wiedergegebenen die größten sind, die ich gefunden habe. Auch mag es sehr wohl sein, daß unsere Konservierungsflüssigkeiten, von denen wir ja gar nicht angeben können, in welcher Konzentration und Zusammensetzung sie nach Durchdringung der Schale mit dem Ei in Berührung kommen, unter Umständen quellend oder schrumpfend wirken, und daß hierdurch Unterschiede zwischen verschiedenen Präparaten bewirkt werden. Doch lehren die Beob-

achtungen an lebenden Blastomeren, von denen sogleich die Rede sein wird, daß die in Fig. 85—87 gezeichnete Größe der Centrosomen sicher nicht erheblich über die Dimensionen im Leben hinausgeht. Endlich könnte ein negatives Ergebnis bei Eisenhämatoxylin-Behandlung noch darin seinen Grund haben, daß die Centrosomen den Farbstoff ebenso rasch abgeben wie das Protoplasma. Dieser Fall ist mir an den Eiern eines Wurmes, dessen Eischläuche in Alkohol-Essigsäure eingelegt worden waren, vorgekommen. Die Eier sind vorzüglich konserviert, eine Centrosomen- oder Centriolenfärbung aber war nicht zu erzielen.

Nachdem bereits E. Fürst ein Ascaris-Ei abgebildet hat, welches die Centrosomen auf dem Spindelstadium in voller Größe schwarz gefärbt zeigt, kann ich auf Wiedergabe eines solchen Bildes verzichten und gebe statt dessen ein stark entfärbtes Präparat wieder, wo das Eisenhämatoxylin aus den Centrosomen so weit ausgezogen ist, daß nur ein schwarzes Pünktchen übrig bleibt, das in seiner Größe ungefähr dem Centriol entspricht, Fig. 73 (Taf. VI). Dieses Bild soll vor allem den Gegensatz meiner Beobachtungen zu denen von Kostanecki und Siedlecki illustrieren, der darin besteht, daß sich an meinen Präparaten, mögen sie auch noch so stark entfärbt sein, das Centrosoma mit voller Sicherheit als eine scharf begrenzte homogene Kugel nachweisen läßt. Ein sehr gutes Mittel, um die Centrosomen deutlich darzustellen, ist Delafield'sches Hämatoxylin, am klarsten aber zeigen sie sich, wie an den anderen Objekten auch, bei Betrachtung der ungefärbten Schnitte in Wasser.

Freilich ist es, wie die ersten Centrosomen-Untersuchungen bei Ascaris lehren, gar nicht einmal notwendig, Schnitte zu machen. Ich habe kürzlich wieder Eier in Pikrinessigsäure konserviert und in toto in Glycerin eingebettet, welche die Centrosomen ohne jede Färbung in unübertrefflicher Deutlichkeit als kugelige Gebilde von nach dem Stadium verschiedener Größe erkennen lassen. Das Wichtigste aber ist, daß man sie auch im Leben sehen kann. Im Ei selbst ist dies allerdings wegen der vielen Dotterkörner weniger gut möglich; in dotterarmen Furchungszellen dagegen, speciell in den von mir (20) als *A* und *B* unterschiedenen Zellen des primären Ektoblasts gelingt es bei sehr gutem Licht nicht allzu schwer, sie lebend zur Anschauung zu bringen. Freilich sind die Bilder, wie Fig. 90 und 91 (Taf. VI) lehren, recht unscheinbar, auch gelang mir der Nachweis nur auf jenen Stadien, wo die Centrosomen sehr groß

und die Sphären als deutliche Strahlensonnen erkennbar sind, also kurz vor, während und nach der Zellteilung. In dieser Periode aber sind sie wirklich sichtbar, nicht nur als hellere Areale innerhalb der Radiensysteme, sondern als stärker lichtbrechende Körperchen von etwas bläulichem Glanz. Auch die Abplattung während der Zellteilung, von der unten die Rede sein wird, ist im Leben ganz klar zu sehen. Die Sphärenstrahlen, die in manchen Fällen sehr scharf ausgeprägt sind, lassen sich im Leben nicht ganz an die Centrosomen verfolgen; sie verlaufen unmerklich in ihrer Umgebung.

Nach all dem Gesagten scheint das Centrosom des Ascaris-Eies beträchtlich dichter zu sein als das des Seeigel-Eies. Eine Struktur läßt es nach meinen Erfahrungen, wenn wir hier von den Centriolen absehen, höchstens andeutungsweise in Form einer kaum analysierbaren Körnelung erkennen, und was man nach manchen Bildern (Fig. 18, Taf. I) als eine deutlichere Zusammensetzung auffassen könnte, ist, wie ich bereits im Abschnitt A dargelegt habe, nichts anderes als ein pathologischer Zerfall.

Wie ich früher schon gefunden hatte (13) und Erlanger neuerdings bestätigt hat, sind die Centrosomen auf dem Stadium der Aequatorialplatte gewöhnlich schon wieder kleiner geworden [1]; eine weitere kontinuierliche Verkleinerung findet dann während der Zellteilung statt, so daß auf Stadien, wo die Tochterchromosomen beginnen, den neuen Kern zu bilden, die Größe des Centrosoms in der Regel ungefähr die der Fig. 77 ist. Doch können noch auf diesem Stadium beträchtlich größere zur Beobachtung kommen. Ich hatte früher die Centrosomen während des ganzen hier betrachteten Zeitraumes kugelig gefunden, und auch in der großen Zahl von Eiröhren, die ich seither untersucht habe, kommen solche Fälle, bald als Regel, bald als Ausnahme vor. Daneben aber zeigt sich, bei manchen Individuen fast ohne Ausnahme, eine sehr charakteristische Umformung des Centralkörperchens, nämlich zu einer Scheibe oder einem kurzen Kegel, dessen Achse stets genau in die Richtung der Teilungsachse fällt.

Betrachtet man ein solches Centrosom vom Pole, so ist seine Begrenzung stets genau kreisförmig, aber der Durchmesser ist gegen früher gewachsen; sieht man es in der Seitenlage der Spindel, so erhält man Bilder, die nach dem Stadium, aber auch

1) Doch habe ich auch Fälle beobachtet, wo die Centrosomen gerade im Stadium der fertigen Spindel am größten waren.

individuell verschieden sind (Fig. 74, 75, 76, Taf. VI; Fig. 103, 104, Taf. VIII). Schon auf dem Stadium der Aequatorialplatte, wenn das Ei noch kaum gestreckt ist, kann die Formveränderung beginnen, wie Fig. 74 lehrt, wo das rechte Centrosom in der Richtung der Teilungsachse etwas verlängert ist, während das linke bereits die charakteristische, gegen den Aequator gerichtete Kegelspitze gewonnen hat. Der Mantel des Kegels ist hier noch nach außen gewölbt, später wird er mehr gerade (Fig. 104, Taf. VIII) oder eingezogen, wie ich 2 solche Fälle in meiner Arbeit über die Entwickelung von Ascaris (Fig. 36 und 37, Taf. XLV) nach ganzen Eiern abgebildet habe. Ein weiteres Folgestadium, wenn auch manchmal schon sehr frühzeitig eintretend, ist dann dies, daß sich der Kegel sehr stark verkürzt und dabei verbreitert (Fig. 75, Taf. VI, und Fig. 103, Taf. VIII). Bei dieser Abflachung kann der Gegensatz zwischen der basalen und der Mantelfläche ganz verschwinden; das Centrosom hat dann die Form einer flachen bikonvexen Linse. Auf diesem Stadium finde ich seine Begrenzung gewöhnlich ziemlich verschwommen (Fig. 75). Zur Zeit, wo das Ei sich durchschnürt, besitzen die Centrosomen, die sich inzwischen beträchtlich verkleinert haben, nicht selten die Form ganz platter Scheiben (Fig. 76), ein Zustand, der in den Blastomeren, wo die Centrosomen bei der Zellteilung der Oberfläche sehr nahe rücken, noch viel ausgeprägter zur Beobachtung kommt. Ein Bild dieser Art findet sich bei Kostanecki und Siedlecki (73, Taf. X, Fig. 13).

Nicht selten zeigen sich diese Scheiben im optischen Durchschnitt wie aus drei Anschwellungen zusammengesetzt (Fig. 76), ein Bild, welches so zu erklären ist, daß das scheibenförmige Körperchen einen verdickten Randwulst besitzt und auch im Centrum nach beiden Seiten ausgebaucht ist.

Noch neben den in Bildung begriffenen Tochterkernen können stark abgeplattete Centrosomen vorkommen; meistens aber sind dieselben auf diesem Stadium wieder zur Kugelform (Fig. 77, Taf. VI) oder wenigstens zur Form dicker, bikonvexer Linsen (Fig. 105 und 106, Taf. VIII) zurückgekehrt.

Stets ist die Abplattung des Centrosoms von einer ganz entsprechenden Abplattung des dichteren Teiles der Astrosphäre und in vielen Präparaten von einer merkwürdigen Differenzierung derselben in zwei ganz verschieden aussehende Bereiche begleitet, die sich noch lange erhält, wie dies aus Fig. 76 und 77 (Taf. VI) deutlich wird. Fast immer geht von der Kante des abgeplatteten

Centrosoms ein Kranz stärkerer Radien aus, die gegen den Aequator leicht gebogen sind, ein Verhalten, welches schon in einigen Figuren von VAN BENEDEN und NEYT zu erkennen ist. Ich weise auf diese Verhältnisse hier nur kurz hin, weil sie uns den engen dynamischen Zusammenhang zwischen Centrosom und Sphäre klar vor Augen führen[1]).

Die besprochene Abplattung von Centrosom und Sphäre entspricht ohne Zweifel der sehr ähnlichen Umformung, welche auf dem gleichen Stadium im Seeigel-Ei eintritt (vgl. Fig. 30 und 31, Taf. III, mit Fig. 75 und 76, Taf. VI), wenn auch die Scheibenform des Centrosoms bei Ascaris in etwas anderer Weise erreicht wird. Noch mehr aber als die Entstehungsart der Platte weichen die weiteren Schicksale derselben in den beiden Objekten voneinander ab. Während bei Echinus die Scheibe direkt in das Doppelcentrosom übergeht, kehrt sie bei Ascaris unter beträchtlicher Verkleinerung zur Kugelform zurück, um sich erst viel später zur Teilung anzuschicken.

Ein Blick auf Fig. 78—80, in welch letzterem Bilde bereits eine Verdoppelung des Centrosoms zu konstatieren ist, lehrt, wie stark dieses Körperchen in der Tochterzelle noch an Größe abnimmt. Wie diese kontinuierliche Verkleinerung von dem Stadium der Fig. 74 an bis zu dem Zeitpunkte der Verdoppelung zustande kommt, vermag ich nicht genau anzugeben. Natürlich müssen gewisse Teile abgestoßen werden; allein dieser Prozeß scheint sich in den meisten Fällen so allmählich zu vollziehen, daß er kaum bemerkbar ist und die abgestoßenen Teile nicht als solche erkannt werden können. Schon oben habe ich darauf hingewiesen, daß auf dem Stadium stärkster Abplattung die Begrenzung der Centrosomen undeutlich ist (Fig. 75). In Fig. 79 ist von einem späteren Stadium ein solches unscharf begrenztes Centralkörperchen zu

---

1) Die Erscheinung, daß in manchen Eiern die Abplattung des Centrosoms nicht zur Beobachtung kommt, ist sehr auffallend. Eine Erklärung für diese Verschiedenheiten läßt sich vorläufig nicht geben. Doch wäre es denkbar, daß die Abplattung die Folge lokaler Spannungsveränderungen in den Radiensystemen ist, und daß unter Umständen bei der Abtötung die Spannung der Radien beseitigt wird und das Centrosom in seine Gleichgewichtsform — die Kugel — zurückkehrt. Ist die Abplattung wirklich in dieser Weise zu erklären, so ist sie in striktem Widerspruche mit denjenigen Annahmen, welche die Zellteilung durch Zug der Radien zu erklären suchen.

sehen. Diese Bilder mögen mit der Auflösung peripherer Centroplasmaschichten zusammenhängen. Auch ist hier auf Bilder hinzuweisen, wie eines in Fig. 100 (Taf. VII) wiedergegeben ist. Es zeigt eine Sphäre in polarer Ansicht und in derselben einen größeren, nach außen scharf begrenzten, kreisförmigen Fleck, der im Centrum einen kleineren, schwarz gefärbten enthält. Der Durchmesser des großen Bereiches entspricht ungefähr dem eines scheibenförmig abgeplatteten Centrosoms, wie es in Fig. 75 bei schwächerer Vergrößerung abgebildet ist. Dieses Areal ist im Vergleich zur Sphäre sehr dicht und sieht bei schwächerer Vergrößerung homogen aus; bei stärkerer aber läßt es eine zarte Radiärstruktur erkennen und muß also zur Sphäre gerechnet werden. Ich halte es nun für wahrscheinlich, daß wir es hier mit einem der postulierten Uebergangszustände zu thun haben, wo das periphere Centroplasma sich von dem centralen gesondert und ähnlich wie beim Seeigel-Ei der Sphäre angeschlossen hat.

Wie dem aber auch sein mag, an der Verkleinerung der Centrosomen lassen die Eisenhämatoxylin-Präparate so wenig einen Zweifel, wie die Betrachtung ganzer ungefärbter Eier. Meine jetzigen Untersuchungen sind in diesem Punkte in vollem Einklang mit dem, was ich 1888 (13) angegeben und abgebildet habe. Es heißt dort (S. 162), daß das Centrosom in der primären Blastomere wieder zu einem kleinen kugeligen Körperchen geworden ist, „etwa von der gleichen Größe, die es im Ei bei seinem ersten Auftreten erkennen ließ“.

Die Kleinheit des Centrosoms zur Zeit seiner Teilung macht es notwendig, diesen Vorgang durch stärker vergrößerte Bilder, als es die bisher betrachteten sind, zu illustrieren. Solche sind auf Taf. VII in Fig. 92—97 dargestellt, und zwar von einem anderen Wurm, dessen Eier sich bei prinzipieller Uebereinstimmung des ganzen Verlaufes in einem nicht uninteressanten Punkte abweichend verhalten. Während nämlich bei den Objekten der Tafel VI die Teilung der Centrosomen in den primären Blastomeren annähernd senkrecht zur alten Teilungsachse erfolgt, zeigen die Eier der Tafel VII in dieser Beziehung alle nur denkbaren Variationen, wie ein Blick auf die Abbildungen erkennen läßt, wobei allerdings gewisse Schiefstellungen vorherrschen. Diese Regellosigkeit ist jedoch, wie die Vergleichung mit den späteren Stadien ergiebt, keineswegs abnorm; die Tochtercentrosomen,

welche zuerst ganz beliebig zu einander gestellt sein können, wandern so lange, bis sie ihre typische Endstellung erreicht haben, d. i. bis ihre Verbindungslinie in der kleineren Blastomere in die alte Teilungsachse fällt, in der größeren auf ihr senkrecht steht[1]).

Das früheste Stadium, auf welchem ich eine Verdoppelung des Centrosoms beobachtet habe, ist in Fig. 92 wiedergegeben. Der Kern ist noch klein, die Sphäre noch deutlich strahlig. Im Centrum eines ziemlich großen helleren Areals, das als Markschicht bezeichnet werden kann, läßt sich das Centrosom schon bei Zeiss E oder Leitz VII als ein Doppelkorn erkennen. Bei starker Vergrößerung gewinnt man den Eindruck, daß ein fast ungefärbtes, längliches Körperchen vorliegt, in welchem zwei intensiv gefärbte, aber nicht scharf begrenzte Verdichtungen ausgebildet sind.

Ein nach dem Zustande von Zelle und Kern etwas späteres Stadium zeigt Fig. 93. Von einer Markschicht der Sphäre kann man hier kaum sprechen, wenn auch ein hellerer Hof im Umkreis des Centrosoms vorhanden ist. Die Strahlung ist viel weniger deutlich als in dem Präparat der Fig. 92. Das Centrosom erscheint bei schwächerer Vergrößerung einheitlich, in einer Richtung etwas verlängert. Bei starker Vergrößerung erkennt man, daß es aus zwei dicht aneinander gelagerten, sich gegenseitig abplattenden Hälften besteht, zwischen denen ein heller Spalt gerade noch wahrnehmbar ist. Ja, es mag sein, daß nur eine tiefe cirkuläre Furche ein einheitliches Körperchen unvollkommen in zwei zerlegt. Das Bild ähnelt ungemein denjenigen, welche M. Heidenhain (53, Taf. X, Fig. 13 u. 14) von dem Doppelcentrosom in den Salamander-Leukocyten, und Kostanecki und Siedlecki (73, Taf. XI, Fig. 50) von dem Doppelcentrosom eines Leukocyten von Proteus abgebildet haben.

Diese Doppelcentrosomen, von etwas wechselndem Aussehen, scheinen von relativ langem Bestand zu sein. Denn ich habe niemals beobachtet, daß sich die beiden Hälften eher voneinander trennen, als bis der Kern seine volle Größe erreicht hat. Die ersten Stadien dieses Auseinanderrückens sind in meinem Material außerordentlich selten. Ich kann mir dies nicht anders erklären, als daß die beiden Körperchen sehr rasch bis auf eine gewisse Entfernung auseinanderweichen, worauf die weitere Entfernung

---

1) Vergl. hierzu die Arbeiten über die Entwickelung von Ascaris meg., z. B. Boveri (20).

wieder langsamer erfolgt[1]). Eine ganz ähnliche Erscheinung bietet ja das Chromatin dar. Stadien mit soeben getrennten Tochterplatten, wie ich eines in meiner Arbeit von 1888 (Fig. 65, Taf. IV) abgebildet habe, kommen im Vergleich zu den späteren sehr selten zur Beobachtung.

Ein Stadium, wo die beiden Schwestercentrosomen um wenig mehr als ihren eigenen Durchmesser von einander entfernt sind, ist in Fig. 94 (Taf. VII) gezeichnet. Es schließt sich sehr eng an das Bild der Fig. 93 an. Die beiden Körperchen sind von der nämlichen Größe wie jene und gleich ihnen in der Richtung ihrer Verbindungslinie abgeplattet. Obgleich ich das Präparat, nachdem es gezeichnet war, noch einmal färbte und dann so wenig auszog, daß die Sphäre fast schwarz blieb, ist der Bereich zwischen den beiden Körperchen, die in einem hellen Hofe liegen und dadurch sehr deutlich hervortreten, ganz ungefärbt. Nichtsdestoweniger läßt sich ein Verbindungsstrang zwischen ihnen nachweisen, der die gleiche Breite zu haben scheint wie die Schwestercentrosomen selbst. Die Sphäre zeigt in ihrem dichten centralen Bereich kaum eine Spur strahliger Struktur, peripher lassen sich noch einige verschwommene radiäre Züge unterscheiden.

Sind die Schwestercentrosomen etwas weiter voneinander entfernt, so nehmen sie gewöhnlich Kugelgestalt an. Zwei Bilder dieser Art sind in Fig. 95 in der linken Zelle und in Fig. 96 (Taf. VII) gezeichnet. In beiden, besonders deutlich in dem der Fig. 96, läßt sich ein feines, leicht tingiertes Fädchen zwischen den Schwestercentrosomen verfolgen. Das so aneinander gekoppelte Paar liegt in einer kugeligen Sphäre, deren spärliche verschwommene Radiärstruktur noch ein Rest der alten Strahlung zu sein scheint.

Die besprochenen Bilder werden so zu deuten sein, daß eine schmale äquatoriale Zone des Muttercentrosoms unter Verlust ihrer Färbbarkeit zu einem Stiel auswächst, der als eine rudimentäre Centralspindel aufgefaßt werden könnte. In einer von den Serien, an denen ich diese Verhältnisse eingehender verfolgte, verschwindet dieser Verbindungsstiel der Tochtercentrosomen sehr bald wieder, wie Fig. 97 (Taf. VII) lehrt, wo zwischen den noch

---

1) Es sei hier bemerkt, daß Schaudinn (96) die lange Dauer des Doppelcentrosoms und die plötzliche und sehr schnelle Separation der beiden Hälften bei den Heliozoen im Leben hat konstatieren können.

nahe benachbarten Centrosomen der linken Zelle keine Spur desselben oder auch nur einer Bahn, wo er gelegen haben könnte, zu sehen ist. In anderen Eiröhren fand ich in manchen Fällen noch zwischen beträchtlich weiter von einander entfernten Schwestercentrosomen ein feines, oft etwas gekrümmtes Fädchen verlaufen (Fig. 81, Taf. VI; Fig. 99, Taf. VII). In der Mitte dieses Fädchens habe ich so häufig ein kleines, dunkel färbbares Korn beobachtet (Fig. 81, Taf. VI; Fig. 97a, Taf. VII), daß ich dasselbe kaum mehr als etwas Zufälliges ansehen kann [1]). Wie dieses Verbindungsfädchen schließlich schwindet, ob es, wie Erlanger will, in der Mitte reißt und in die Tochtercentrosomen zurückgezogen wird, oder ob es in loco degeneriert, vermochte ich nicht festzustellen.

Ueberblicken wir nun noch einmal im Zusammenhange die zeitlichen Verhältnisse der Centrosomenteilung in Rücksicht auf den Gesamtzustand der Zelle, so müssen wir zwischen dem Zeitpunkte der Verdoppelung und dem des Auseinanderweichens unterscheiden. Die Verdoppelung erfolgt nach meinen Beobachtungen frühestens auf Stadien, wo sich die beiden Schwesterzellen nach der Abschnürung von einander wieder breit aneinander gelegt haben und wo der Kern schon bläschenförmig geworden ist. Zwei von einander getrennte Centrosomen habe ich in keinem Falle früher gefunden, als nachdem der Kern seine volle Größe erreicht und die beiden Blastomeren an ihrer Berührungsfläche jene charakteristischen Wülste gebildet hatten, die zuerst Hallez (51) beobachtet und als scheinbare Wiederverschmelzung der Zellen beschrieben hat [2]). Das gewöhnliche Verhalten scheint zu sein, daß die Trennung der Schwestercentrosomen mit dem Uebergange des chromatischen Gerüstes in das Spirem zusammenfällt. So sehen wir es in Fig. 94 (Taf. VII), und die sich anschließenden Stadien der Fig. 95, 96 und 97 zeigen den Kern in entsprechend fortgeschrittenen Phasen.

---

1) Auch an dem Fädchen, welches die beiden Centrosomen des Eies zunächst verbindet, habe ich dieses Körnchen wahrgenommen.

2) Sollte es nötig sein, so bemerke ich, daß man natürlich bei Untersuchung von Schnitten sehr häufig auf Stadien, wo bereits 2 Centrosomen vorhanden sind, im Schnitt nur eines trifft. Der mit dem Objekt bereits Vertraute wird schon aus den Nebenumständen gewöhnlich entnehmen können, wie es sich verhält. Doch ist es unerläßlich, Serienschnitte zu haben, um völlig sicher zu sein.

Ein einziger Fall ist mir vorgekommen, wo 2 Centrosomen, die ungefähr so weit wie die der Fig. 99 voneinander entfernt waren, neben einem Kerne mit feinem Gerüst vorlagen. Dies dürfte schon als abnorm anzusehen sein; aber auch in diesem Falle wird die Trennung der Schwestercentrosomen nicht früher eingetreten sein als nach voller Ausbildung des ruhenden Kernes.

Diese meine neuen, an Schnitten und mit Eisenhämatoxylin-Färbung gemachten Erfahrungen bestätigen aufs vollkommenste dasjenige, was ich im Jahre 1888 an ganzen Objekten und ohne specifische Färbung beschrieben hatte. Wie auf S. 168 jener früheren Arbeit (13) hervorgehoben und in Fig. 75 (Taf. IV) abgebildet ist, beobachtete ich die Teilung des Centrosoms, d. h. 2 eben gebildete und noch verbundene Schwestercentrosomen auf Stadien, „wo das Kerngerüst sich bereits wieder in die einzelnen Fäden zu kontrahieren beginnt", also genau auf dem gleichen Stadium, welches wir in Fig. 94—96 angetroffen haben. Ueber die Teilung selbst heißt es (S. 163): „Die ersten Stadien des Teilungsprozesses sind natürlich bei der Kleinheit des Objektes nicht klar zu erkennen. Immerhin glaube ich in manchen Präparaten an dem noch einfachen kugeligen Körperchen längs eines größten Kreises eine seichte Furche wahrnehmen zu können, die als erste Andeutung einer Trennung in zwei Hälften zu deuten wäre." Es waren dies ohne Zweifel jene in unseren Figg. 92 und 93 abgebildeten Zustände, die sich nun mit Eisenhämatoxylin aufs klarste demonstrieren lassen. In Fig. 75 meiner früheren Arbeit ist dann ein Bild gegeben, wo man „dicht benachbart 2 Centrosomen konstatieren kann, die durch ein deutliches Fädchen noch in unzweifelhafter Verbindung stehen". Die Uebereinstimmung der in dieser Figur in beiden Blastomeren dargestellten Doppelcentrosomen mit unseren Figg. 95 und 96 ist eine vollkommene [1]). Auch die häufig zu beobachtende Krümmung des Verbindungsfädchens, von der oben die Rede war, konnte ich schon damals als ein sehr allgemeines Vorkommnis feststellen. Dann heißt es

1) In dem mir vorliegenden Exemplar meiner Zellen-Studien (Heft II) und also wahrscheinlich auch in anderen sind die Figuren der Tafel IV infolge des nicht exakten Uebereinanderdruckens der einzelnen Platten etwas verdorben, und besonders die in Teilung begriffenen Centrosomen der Fig. 75 haben hierdurch gelitten. Die Betrachtung mit der Lupe lehrt, daß bei richtigem Druck die Tochtercentrosomen kleiner, der Verbindungsstiel dünner aussehen würde.

weiter (S. 163), daß „die beiden Centralkörperchen, indem sie sich immer weiter von einander entfernen, zu ziemlich großen, blassen Kugeln mit einem centralen Korn aufquellen“.

Dieses Wachstum, das ziemlich genau mit der zunehmenden Entfernung Schritt hält und bei dem die Centrosomen gewiß auf das Tausendfache ihres ursprünglichen Volumens anschwellen können, ist in seinen einzelnen Etappen in Fig. 81—87 (Taf. VI) dargestellt, die keiner Erläuterung bedürfen. Die ersten Stadien des Wachstums sind dann noch, aus anderem Material stammend, in Fig. 94—97 (Taf. VII), stärker vergrößert, repräsentiert. Die Centrosomen sind stets aufs schärfste begrenzt und färben sich auf allen Stufen ihres Wachstums ganz gleichmäßig durch und durch, so daß die Annahme, es handle sich in den späteren großen Kugeln nur um einen „Hof“, der sich aus der Astrosphäre im Umkreis eines kleinen „wirklichen Centralkörperchens“ differenziert habe, jeder Begründung entbehrt.

Daß der Wachstumsprozeß, wie er durch die Figurenreihen 81—86 (Taf. VI) und 94—97 (Taf. VII) illustriert ist, nicht etwa dadurch vorgetäuscht wird, daß die Centrosomen der frühen Stadien durch konzentrische Entfärbung künstlich verkleinert wären, dies wird am besten durch die nicht seltenen Fälle bewiesen, in denen die beiden Blastomeren in der Vorbereitung zur Teilung verschieden weit gediehen sind, wie in Fig. 97 und besonders auffallend in Fig. 95. Stets sind dann die schwarzen Kugeln in der weiten vorgeschrittenen Zelle größer als in der anderen. Sodann ist hier nochmals zu betonen, daß man an Stelle der kleinen Kügelchen, die sich in den frühen Stadien nach der Teilung zeigen, durchaus keine größeren Bereiche schwarz gefärbt erhalten kann, wie ich denn z. B. das Präparat der Fig. 94 bei nochmaliger Färbung in fast schwarzem Zustande beließ, ohne daß die beiden Centrosomen sich größer zeigen als in der Abbildung.

Ueber das Verhalten der Astrosphäre während der zuletzt betrachteten Periode sei folgendes bemerkt. Nachdem das Centrosom aus seiner abgeplatteten Gestalt zur Kugelform zurückgekehrt ist, wird — manchmal etwas später — auch die Sphäre wieder annähernd kugelig; die verschieden ausgebildeten Radienbereiche werden in Struktur und peripherer Erstreckung ziemlich gleichartig, die Anordnung zu radialen Fäden verschwindet mehr und mehr und geht, wie ich früher gefunden habe und Erlanger

bestätigen konnte, in vielen Fällen vollständig verloren. Man findet dann im Umkreis des Centrosoms ein dicht körniges, vielleicht wabiges Plasma, das sich in seinem ganzen Habitus und auch in seinem Verhalten gegenüber gewissen Farbstoffen von dem übrigen Plasma sehr deutlich unterscheidet (Archoplasma). Diese Anhäufung wird in manchen Fällen sehr klein und unscheinbar, indem ein großer Teil der Astrosphärensubstanz sich im übrigen Plasma verteilt oder sich in dieses verwandelt. In diesem Falle ist auch das Material, aus dem sich die neuen Sphären anlegen, zunächst äußerst spärlich (Fig. 81, Taf. VI).

In anderen Eiröhren ist die Sphäre auf allen Stadien von sehr ansehnlicher Größe, und eine schwache Radiärstruktur erhält sich dauernd, wenn auch nur in der Peripherie. Diese Verschiedenheiten dürften wohl von der verschiedenen Schnelligkeit abhängen, mit der sich die Eier entwickeln. Sowohl bei Züchtungen der Eier innerhalb der dem Muttertier entnommenen Eiröhren, wie auch isolierter Eier unter dem Deckglase überzeugt man sich, daß die peripher bezw. vereinzelt gelegenen, also dem Sauerstoff gegenüber günstiger gestellten, sich rascher entwickeln, unter Umständen so viel rascher, daß neben beweglichen Embryonen in der Peripherie frühe Furchungsstadien in der Mitte angetroffen werden. Ich halte es nun für sehr wahrscheinlich, daß sich die Sphäre um so mehr rückbildet, je langsamer die Entwickelung vor sich geht, je mehr Zeit also zwischen zwei Zellteilungen vergeht.

Die neuen Radien bilden sich, nachdem die Tochtercentrosomen etwa so weit voneinander entfernt sind wie in Fig. 95 und 96, durch Neugruppierung der Körnchen oder Knötchen zu radial auf die neuen Centren eingestellten Linien, die anfangs sehr spärlich, kurz und undeutlich sind, um sich mit der weiteren Entfernung der Centrosomen mehr und mehr auszuprägen. Ein Uebergang alter Radien als solcher in die neuen Systeme erscheint vollkommen ausgeschlossen. Zwischen den beiden Polen entwickeln sich, manchmal deutlicher, manchmal kaum wahrnehmbar, kontinuierlich gebogen verlaufende Stränge, die sich im übrigen von den anderen Radien in keiner Weise unterscheiden und sich so selten von jenen anderen als ein besonderer Komplex absondern lassen, daß ich es für unthunlich halte, hier von einer Centralspindel zu sprechen.

Wie wir die Umformung des Centrosoms während der Zellteilung von einer entsprechenden Veränderung der Sphäre und seine Verkleinerung von einer Rückbildung der Sphäre begleitet

fanden, so geht nun mit dem Wachstum der Tochtercentrosomen eine Entfaltung und Ausbreitung der beiden neuen Sphären Hand in Hand, wie dies aus einer Vergleichung der Fig. 81—86 (Taf. VI) ersichtlich ist.

Ohne auf die Konstitution der Radiensysteme näher einzugehen, will ich doch bemerken, daß ich in vielen Fällen und gerade auf den Stadien, wo die Centrosomen am größten sind, sehr deutlich eine hellere Markschicht der Sphäre gefunden habe (Fig. 85 und 86), ganz entsprechend den Abbildungen von Van Beneden und Neyt. Ihre Unterscheidbarkeit von der Rindenzone wird dadurch bedingt, daß sie das Eisenhämatoxylin leichter abgiebt, was natürlich in einer irgendwie besonderen Konstitution seinen Grund haben muß. Entfärbt man stärker, so verschwindet die vorher so deutliche Abgrenzung fast völlig. — Sehr eigentümlich ist es nun, daß man in manchen Präparaten an Stelle dieser hellen Zone gerade umgekehrt eine schmale, äußerst dichte Schicht der Sphäre antrifft, so daß man hier wirklich bei schwächerer Vergrößerung das Centrosom und die es umgebende Kugelschale für einen einheitlichen, sehr großen Körper halten könnte. Bei stärkerer Vergrößerung aber erscheint das Centrosom in typischer Größe, durch einen sehr deutlichen hellen Spalt von jener dichten Umhüllung abgesetzt, die ihrerseits durch radiäre Struktur als ein Teil der Sphäre gekennzeichnet ist.

Schon im Jahre 1888 (13) habe ich im Mittelpunkte des Ascaris-Centrosoms ein außerordentlich kleines Korn nachgewiesen, das seither so vielfach aufgefundene Centralkorn (Centriol). Ich vermochte dasselbe jedoch nicht auf allen Stadien zu sehen, sondern nur, solange die Centrosomen sehr groß und nicht stark lichtbrechend waren, etwa vom Ende der Knäuelphase bis zur fertigen Spindel (Fig. 59); von da ab, in den sich verkleinernden Centralkörperchen, war es nicht mehr zu entdecken.

Diesem Korn, speciell seinem Verhalten bei der Teilung des Centrosoms, sei nun eine genauere Betrachtung gewidmet, wobei ich hinsichtlich der Färbung desselben in Eisenhämatoxylin auf das im Abschnitt A Gesagte verweise: daß nämlich, da sich die Centrosomen konzentrisch entfärben, ein Nachweis der Centriolen mit dieser Methode nur so lange möglich ist, als in einem noch einheitlichen Centrosom ihrer zwei oder mehr vorhanden sind.

In einer Eiröhre fand ich nicht ganz selten schon auf dem Stadium der Aequatorialplatte 2 Centriolen, wie dies in Fig. 102 (Taf. VIII) in beiden Centrosomen zu sehen ist. Ein ähnliches Bild von einem Zweizellenstadium ist in Fig. 109 abgebildet. Ich bemerke nebenbei, daß dieses Ei aus meinem alten Material von 1887 stammt. Ich brachte die in Glycerin eingeschlossenen Eier einiger Objektträger in Paraffin und fertigte Schnitte davon an.

Mehr als 2 Centriolen in einem Pole habe ich niemals beobachtet. Wie im Seeigel-Ei, so scheinen auch bei Ascaris alle denkbaren Stellungen zwischen ihnen vorzukommen. Während aber im Seeigel-Ei bei der Umformung des Centrosoms zur Scheibe die Centriolen in deren größten Durchmesser zu liegen kommen, können sie bei Ascaris auch in dem abgeplatteten oder kegelförmigen Centrosom beliebig gestellt sein (Fig. 103, 104, Taf. VIII; Fig. 98, Taf. VII), und der Kontrast zwischen der streng radiären Symmetrie von Centrosom und Sphäre mit der ganz variablen Stellung der Verbindungslinie der Centriolen ist ein sehr auffallender. Uebrigens gehören auch auf diesem Stadium 2 getrennte Centriolen nicht zu den häufigen Erscheinungen; vielfach tritt gerade zu dieser Zeit die Teilung des Centriols ein; man findet 2 Körnchen dicht nebeneinander. Erst wenn die 2 Schwesterzellen sich vollständig von einander abgeschnürt haben und die Chromosomen sich zum Gerüst auflockern (Fig. 105, Taf. VIII), dürften zwei Centriolen in einem gewissen, ziemlich konstanten Abstand von einander die Regel sein. Sie verändern sich nicht während der nächstfolgenden Stadien (Fig. 106 und 107); in manchen Präparaten scheint eine zarte Brücke zwischen ihnen vorhanden zu sein.

Was nun ihre Größe anlangt, so glaube ich mit Bestimmtheit behaupten zu können, daß die 2 Schwestercentriolen von Anfang an gleich groß sind; über ihre absolute Größe dagegen sind ganz sichere Aufschlüsse sehr schwer zu erlangen. Denn es unterliegt keinem Zweifel, daß sie sich dem Farbstoff gegenüber ebenso verhalten wie die Centrosomen, nur mit dem Unterschiede, daß sie ihn etwas zäher festhalten. Nachdem sie also durch Entfärbung des Centroplasmas als schwarze Pünktchen zum Vorschein gekommen sind, beginnt auch an ihnen der Prozeß der konzentrischen Entfärbung, bis sie an die Grenze der Wahrnehmbarkeit gelangen und dann verschwinden. Verschiedene Größe in den Präparaten ist also nicht als Verschiedenheit der Objekte selbst zu deuten,

und es besteht die größte Wahrscheinlichkeit, daß alle in meinen Zeichnungen abgebildeten etwas kleiner sind als in Wirklichkeit.

Gehen wir über zu den Schicksalen der Centriolen bei der Teilung des Centrosoms, so wird man kaum zweifeln können, daß die beiden Centroplasmaverdichtungen, welche die Teilung des Centrosoms einleiten, je ein Centriol zum Mittelpunkte nehmen; allein ein exakter Nachweis hierfür ist an meinem Material sehr schwer zu erbringen. Denn wenn man auch in den durch Fig. 92—96 repräsentierten Teilungsstadien, und ebenso später, durch konzentrische Entfärbung an Stelle der größeren schwarzen Kugeln winzige schwarze Pünktchen erhält, so können dies eben von jetzt an wieder Kunstprodukte sein. Dieser Einwand gilt schon für Fig. 108 (Taf. VIII); denn auf diesem Stadium muß nach sonstigen Erfahrungen die Verdoppelung des Centrosoms bereits vollzogen sein. Auch andere Methoden lassen hier im Stich. Die Substanz der Centrosomen ist zu der Zeit, wo diese Körperchen am kleinsten sind, so dicht und stark lichtbrechend, daß eine weitere Differenzierung nicht in ihnen erkennbar ist. Nur ein paar Eisenhämatoxylin-Präparate sind mir vorgekommen, die etwas mehr zeigen, indem an ihnen das eingetreten war, was bei den Spermatocyten von Ascaris den Nachweis der Centriolen auf allen Stadien gestattet, nämlich diffuse Entfärbung des Centroplasmas. Da die Bilder bei der Kleinheit der Verhältnisse sehr undeutlich sind, beschränke ich mich darauf, an einer willkürlich vergrößerten schematischen Figur zu erläutern, was ich zu sehen glaube (Fig. 93a). In dem noch kugeligen Muttercentrosom ist auf der erreichten Entfärbungsstufe ein grauer Ton auf zwei kalottenförmige Bereiche beschränkt, die durch eine farblose äquatoriale Zone von einander getrennt sind; jede dieser beiden färbbaren Kalotten, die den sich bildenden Tochtercentrosomen entsprechen, enthält eine schwarze Differenzierung, die wohl das Centriol repräsentiert. Das Bild erinnert lebhaft an das sich teilende Centrosom, wie es Mac Farland in der Diaulula-Ovocyte gefunden hat, und wie es in meiner Fig. 22 (Taf. II) abgebildet ist, nur daß hier die Verhältnisse viel größer und insofern etwas anders sind, als das Muttercentrosom eine längsellipsoide Form besitzt und demgemäß der zwischen die beiden färbbaren Kappen eingeschlossene Bereich beträchtlich breiter ist.

Daß die Centriolen in irgend einer Weise die Grundlagen für die Tochtercentrosomen bilden, dies ergiebt sich des weiteren noch aus den Stellungsverhältnissen. Ich habe oben schon

erwähnt, daß in einer meiner Serien die Teilung der Centrosomen fast ausnahmslos annähernd senkrecht zur alten Teilungsachse erfolgt (Taf. VI). In dieser Serie zeigen auf den früheren Stadien die Centriolen die gleiche Orientierung, wie dies in Fig. 107 (Taf. VIII), die dem gleichen Material angehört, zu sehen ist. In den Eiern eines anderen Wurmes, nach denen die Figuren der Tafel VII gezeichnet sind, variiert die Verbindungslinie der Tochtercentrosomen zwischen allen denkbaren Stellungen; doch traf ich besonders häufig die in Fig. 92, 95, 96 und 97 zu konstatierende Schiefstellung an. Ganz entsprechend variabel verhalten sich, solange sie nachweisbar sind, die Centriolen (Fig. 102—106, Taf. VIII), auch ihre Verbindungslinie zeigt weitaus am häufigsten die in Fig. 105 gezeichnete Schiefstellung.

Nach all dem Gesagten und unter Berücksichtigung des Umstandes, daß auf späteren Stadien, wenn die neuen Centrosomen gewachsen sind, an ungefärbten Glycerinpäparaten in jedem wieder ein Centriol mit Sicherheit nachgewiesen werden kann (Zellen-Studien, Heft II, Fig. 77), wird die Annahme, daß auch bei unserem Objekt im Centrum der Sphäre auf allen Stadien zwei ineinander geschaltete Gebilde (Centrosom und Centriol) existieren, kaum zu kühn sein. Die einzige andere Annahme, die man überhaupt machen könnte, wäre die, daß nach der Verkleinerung des Muttercentrosoms die beiden Centriolen sehr stark wachsen, so daß sie zu den beiden größeren Bereichen werden, die in Fig. 92 (Taf. VII) gezeichnet und oben als die beiden Hälften des in Teilung begriffenen Centrosoms in Anspruch genommen worden sind. Als Konsequenz dieser Annahme würde sich ergeben, daß die Centriolen noch weiter wachsen bis zu den großen Kugeln, wie sie in Fig. 86 (Taf. VI) dargestellt sind, d. h. daß sie zu den Centrosomen werden; denn die Kontinuität zwischen dem Körperchen der Fig. 94 (Taf. VII) und dem der Fig. 86 (Taf. VI) kann meines Erachtens keinem Zweifel unterliegen. Dann würde weiter folgen, daß sich im Innern dieses Gebildes auf einem gewissen Stadium ein neues Centriol differenziert, dessen Teilstücke ihrerseits wieder zu den Centrosomen der nächsten Generation heranwachsen würden. Ich erwähne diese Möglichkeit, weil sie nicht absolut auszuschließen ist; wie unwahrscheinlich eine derartige Annahme ist, glaube ich nicht weiter ausführen zu müssen.

b) Litteratur.

Das Ascaris-Ei hat in letzter Zeit zwei ausführlichere Bearbeitungen an Schnitten erfahren, von Kostanecki und Siedlecki (73) und von Erlanger (35). Die erstere Abhandlung wurde eingehend in der Arbeit meines Schülers, des Herrn Dr. Fürst (46) besprochen, so daß ich auf die dort gegebene Kritik, mit der ich vollkommen übereinstimme, verweisen kann. Der einzige Punkt, den ich auch meinerseits zur Sprache bringen möchte, ist der, ob die von diesen Autoren abgebildeten „Centralkörperchen" meinen Centriolen entsprechen, d. h. ob es sich um Fälle handelt, wo — infolge einer besonderen Präparationsweise — nur die Centriolen sich färben, oder ob die gezeichneten Bilder als Produkte einer in einem bestimmten Moment ausgesetzen konzentrischen Entfärbung anzusehen sind. Es ist zweifellos, daß unbedingt das letztere angenommen werden muß, und zwar erstens, weil die gefärbte Stelle in den verschiedenen Abbildungen sehr verschieden groß ist und die beiden Autoren selbst angeben, daß die Größe von dem Grade der Entfaltung abhängig ist, zweitens aber, weil der schwarze Fleck, den Kostanecki und Siedlecki zeichnen, in der Metakinese und während der Zellteilung die oben beschriebene charakteristische Abplattung zeigt. Dies beweist mit aller Sicherheit, daß hier ein konzentrisch entfärbtes Centrosom, nicht ein Centriol vorliegt; denn dieses bewahrt während der Abplattung des Centrosoms seine Kugelgestalt. Die späteren Stadien, in denen ich 2 Centriolen in dem noch einheitlichen Centrosom gefunden habe, werden bei Kostanecki und Siedlecki überhaupt nicht behandelt.

In Erlanger's Arbeit finde ich in betreff der Centrosomen eine vollkommene Bestätigung meiner früheren Angaben, was freilich in der Darstellung dieses Autors kaum hervortritt. Die einzige wesentliche Abweichung von meinen Befunden betrifft die Konstitution des Centrosoms, das Erlanger aus einer Anzahl von Vakuolen bestehen läßt, die um eine centrale, ziemlich kleine und stark färbbare Alveole herumliegen sollen. Die letztere entspreche meinem Centralkorn. Ich habe diese Angabe, die nur durch ein Diagramm illustriert ist, an meinen Präparaten geprüft und vermag von einem solchen groben Wabenbau des Centrosoms nicht das Geringste zu erkennen. Ist eine solche Struktur vorhanden, so muß sie von solcher Feinheit sein, daß sie an der Grenze des Wahrnehmbaren steht. Die Verdoppelung des Centriols hat Erlanger nicht beobachtet.

Nachdem das Verhältnis meiner neuen Befunde zu dem, was ich früher gesehen hatte, schon oben dargelegt worden ist, bleibt nun noch übrig, die Angaben von Van Beneden und Neyt (5) vom Standpunkt der neueren Erfahrungen aus einer Betrachtung zu unterziehen. Zwischen Van Beneden und mir bestand eine erhebliche Differenz in 2 Punkten: 1) hinsichtlich der Struktur und zum Teil auch der Größe des Centrosoms, 2) über die Art und den Zeitpunkt der Teilung desselben.

Was den ersteren Punkt anlangt, so war im allgemeinen kein Zweifel, daß das, was ich als Centralkörperchen oder Centrosoma benannt habe, dem Van Beneden'schen corpuscule central gleichwertig ist. Bilder, wie die der Fig. 9 (Pl. I) und Fig. 2 und 5 (Pl. VI) bei Van Beneden und Neyt zeigen im Centrum der Sphäre eine Kugel, die in ihrer Größe mit dem Centrosom meiner entsprechenden alten Figuren vollkommen übereinstimmt. Ebenso klar ist die Uebereinstimmung mit meinen neuen Befunden. Man werfe einen Blick auf meine Fig. 76a und 83a (Taf. VI), welche vergrößerte Kopien nach Van Beneden und Neyt darstellen. Die corpuscules centraux in diesen Figuren sind ebenso groß, wenn nicht größer als die Centrosomen meiner entsprechenden Zeichnungen. Allerdings finden sich in den Abbildungen von Van Beneden und Neyt die großen Centrosomen, wie ich sie auf gewissen Stadien damals gefunden habe und jetzt ganz ebenso mit Eisenhämatoxylin demonstrieren kann, nicht vor. Dies rührt aber offenbar, worauf ich früher nicht aufmerksam geworden war, in der Hauptsache daher, daß die belgischen Autoren die in Betracht kommenden Stadien, nämlich diejenigen unmittelbar vor und nach der Auflösung des Kernes gar nicht abgebildet haben. Ihre Fig. 5 (Pl. I), mit Vorkernen in Knäuelphase, entspricht ziemlich genau meiner alten Fig. 35 (Taf. II), in der die Centrosomen kaum größer sind als bei Van Beneden und Neyt. Ihr nächstes Bild (Fig. 7) ist sogleich ein Stadium mit weit voneinander entfernten Tochterplatten und beginnender Durchschnürung des Zellkörpers. Aehnlich verhält es sich mit ihren Bildern vom Zweizellenstadium. Ihre Fig. 11 (Pl. I) giebt ein Stadium der Knäuelphase, kaum später als in der rechten Zelle meiner neuen Fig. 95 (Taf. VII); in ihrer Fig. 12 sind die Kerne bereits aufgelöst, in der einen Zelle die Chromosomen sogar schon zur Aequatorialplatte angeordnet. Stadien, wie ich eines seiner Zeit (13) in Fig. 77 (Taf. IV) und wie ich jetzt etwas frühere

in Fig. 85 und 86 (Taf. VI) abgebildet habe, sind bei Van Beneden und Neyt nicht vertreten. Und diese Stadien sind es eben, in denen die Centrosomen ihr größtes Volumen erreichen.

Die von mir selbst anfangs offen gelassene Möglichkeit, daß das, was Van Beneden und Neyt in einigen Figuren als corpuscule central abbilden, meinem Centralkorn entsprechen könnte, ist daher mit Sicherheit auszuschließen. Sollte darüber bisher noch ein Zweifel möglich gewesen sein, so muß er angesichts meiner neuen Befunde schwinden. Wie meine jetzigen Präparate in voller Uebereinstimmung mit meinen früheren lehren, sind die Centriolen von so extremer Kleinheit, daß sie sich auch bei stärkster Vergrößerung nur als kleine Pünktchen erkennen und zeichnen lassen. Demgegenüber ist Van Beneden's corpuscule central, selbst da, wo er es am kleinsten zeichnet, noch immer ein ansehnliches Körperchen, für das er sogar eine weitere Zusammensetzung aus mehreren Körnchen beschreiben und in seinen Bildern deutlich ausdrücken konnte. Schon damit muß der Gedanke an eine Identität mit dem Centriol hinfällig werden. Man betrachte die Centriolen in meiner Fig. 102 (Taf. VIII) und vergleiche damit die in Fig. 101 wiedergegebene, entsprechend vergrößerte Kopie einer Figur von Van Beneden und Neyt. Der Schluß ist unabweisbar: ihr corpuscule central entspricht meinem Centrosom; das Centriol ist in keiner einzigen von Van Beneden's Figuren zu sehen.

Der Umstand nun, daß aus den Abbildungen von Van Beneden und Neyt nicht jener auffallende Größenwechsel der Centrosomen ersichtlich ist, den ich damals und jetzt in ganz gleicher Weise gefunden habe, erklärt sich nicht allein daraus, daß in der Abhandlung dieser beiden Autoren die Centrosomen auf jenen Stadien, wo sie am größten sind, nicht dargestellt sind, sondern fast noch mehr daraus, daß bei Van Beneden und Neyt auch diejenigen Stadien, auf denen ich die Centrosomen am kleinsten gefunden habe, nämlich vor, während und nach ihrer Teilung, nicht vertreten sind, worauf ich unten zurückkommen werde.

Bezüglich der Angabe Van Beneden's, daß das Centrosom aus einem Haufen von Körnchen bestehe, kann ich nur annehmen, daß die Centrosomen in seinen Präparaten nicht gut erhalten waren und jenen körnigen Zerfall zeigten, den ich im Abschnitt A beschrieben und in Fig. 18 (Taf. I) abgebildet habe.

Wir kommen nun zu einer viel wichtigeren Frage, zu der nach dem Zeitpunkt der Teilung des Centrosoms.

Schon aus meiner ersten, vor VAN BENEDEN und NEYT's Veröffentlichungen erschienenen Mitteilung (9) ist ersichtlich, daß ich noch in der ruhenden Blastomere ein einfaches Centrosoma gefunden habe, welches sich dann teilt. Nach VAN BENEDEN und NEYT dagegen sind schon in den ersten Stadien der Kernrekonstruktion, ja schon früher, in dem noch nicht geteilten Ei, in jedem Pole zwei, allerdings noch durch einen dicken Stiel verbundene Centrosomen vorhanden. In meiner ausführlichen Arbeit von 1888 mußte ich mich darauf beschränken, die starke Differenz zwischen diesen Befunden und den meinigen zu konstatieren. Wie oben erwähnt, sah ich damals genau wie jetzt die Teilung, d. h. das Auseinanderrücken der Schwestercentrosomen, erst eintreten, nachdem der Kern seine volle Größe erreicht hat und gewöhnlich bereits Spuren der Knäuelbildung erkennen läßt. Ich möchte nun nicht unterlassen, zu betonen, daß das Material, auf welches sich meine Erfahrungen stützen, ein ungeheuer großes und dabei äußerst mannigfaltiges ist. Seit 1886 habe ich in München und hier eine große Anzahl von Eiröhren konserviert und zu Präparaten verarbeitet. Meine Untersuchungen über die Entwickelung von Ascaris, zum Teil experimenteller Natur, brachten mir immer wieder diese Stadien vor Augen. Mehrere Zoologen, die im hiesigen Institut arbeiteten, die Herren O. MEYER (83), W. R. COE, A. APPELLÖF, E. FÜRST (46), J. HJORT u. a. haben Ascaris-Eier in toto oder an Schnitten untersucht, und ich hatte Gelegenheit, ihre Präparate zu sehen. Ausnahmslos bestätigte sich mir meine erste Erfahrung.

Vollkommen hiermit übereinstimmend sind, so weit sie reichen, die Beobachtungen von KOSTANECKI und SIEDLECKI. Diese Autoren konstatieren ausdrücklich, daß die im Stadium der Metakinese zu flachen Scheibchen abgeplatteten Centrosomen (ihre Fig. 13 zeigt diesen Zustand sehr gut) stets wieder kugelig werden, so daß die entstehende Tochterzelle ihre Existenz mit einem einfachen Centrosom beginnt (vergl. ihre Fig. 31); und auch während der Rückbildung der Strahlung und des Uebergangs zu der körnigen Sphäre haben KOSTANECKI und SIEDLECKI, wie aus ihren Angaben auf S. 204 hervorgeht, ein noch ungeteiltes Centrosom beobachtet.

Wenn ERLANGER den Ausführungen dieser Autoren zum Teil widerspricht und die auch von ihm beobachtete Abplattung „als die Vorbereitung zu einer Teilung des Centrosoms“ ansehen zu müssen glaubt (S. 381), so hat er dafür nicht nur nicht den geringsten Beweis erbracht, sondern er muß sich auch von seinen sämtlichen

eigenen in Betracht kommenden Figuren (Fig. 15, Taf. XVI, Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. XVII) widersprechen lassen, die die Rückkehr der Scheibe zur Kugel und somit ein zunächst ganz einheitliches Centrosom in jeder Tochterzelle deutlich zeigen.

Endlich ist zu erwähnen, daß VAN BENEDEN selbst in seiner großen Abhandlung von 1883 in seinen Figg. 11, 12, ja selbst noch 13 auf Taf. XIX ter, welche annähernd meinen Figg. 78—80 (Taf. VI) entsprechen, eine noch einheitliche, annähernd kugelige Sphäre mit einem Centralkörperchen abgebildet hat.

Zur Ergänzung dieser an konservierten Objekten gewonnenen Resultate führe ich noch meine Beobachtungen an lebenden Eiern an. Ich habe neuerdings an zahlreichen Ascaris-Eiern die Zellteilung im Leben verfolgt und dabei, wie oben schon erwähnt, in günstigen Fällen die Centrosomen selbst, in anderen wenigstens die Radien der Sphären und in ihrem Mittelpunkt ein dem Centrosom entsprechendes radienfreies Areal wahrnehmen können. Betrachtet man nun die sich teilenden Eier oder Blastomeren in der Richtung der Teilungsachse, so zeigt sich, daß Centrosom und Sphäre während der Durchschnürung der Zelle vollständig kreisrund bleiben und daß diese Bildungen, so lange sie überhaupt verfolgt werden können, was mir bis nach Deutlichwerden des Kernbläschens möglich war, keine Andeutung einer Verdoppelung durch Streckung oder Einschnürung erkennen lassen.

Mit der Konstatierung dieser Uebereinstimmung soll keineswegs behauptet werden, daß nicht abnormer Weise einmal das Centrosom sich früher teilen könne, wenn auch solche Fälle zu den allergrößten Seltenheiten gehören müßten. Allein jedenfalls trifft diese Annahme auf die Befunde von VAN BENEDEN und NEYT nicht zu; denn die Bilder, die sie geben, tragen die deutlichsten Kennzeichen, daß sie nicht eine abnorm frühzeitige Teilung des Centrosoms darstellen, sondern daß es sich in dem, was die beiden Autoren für den Beginn einer Teilung gehalten haben, um nichts anderes handelt als um jene von KOSTANECKI und SIEDLECKI, von ERLANGER und von mir übereinstimmend beobachtete Abplattung während der Metakinese und während der Entstehung der Tochterzellen.

Um dies zu beweisen, ist es notwendig, die Abbildungen von VAN BENEDEN und NEYT etwas genauer zu analysieren. Die Photogramme, die der Abhandlung beigegeben sind, lassen von den fraglichen Verhältnissen nichts erkennen, was in Anbetracht der Kleinheit und Zartheit dieser Strukturen nicht wunder nehmen

kann. Hat doch auch ERLANGER, obgleich er Schnitte photographieren konnte, in denen die Centrosomen intensiv gefärbt waren, darauf verzichten müssen, diese Körperchen in den Teilungsstadien zu reproduzieren. Auch die schematischen Figuren der Taf. VI kommen für unsere Frage nicht in Betracht; und wenn hier Fig. 13 neben einem ganz jungen Kern ein in Teilung begriffenes Centrosom darzustellen scheint, so ist zu bemerken, daß ein derartiger Zustand in Wirklichkeit nicht vorkommt. Es bleiben also die nach der Natur gezeichneten Figuren der Taf. I übrig.

Die kritische Periode, in welcher die Teilung vor sich geht, wird auf dieser Tafel durch 2 Figuren begrenzt, Fig. 8, welche die beiden vor kurzem entstandenen primären Blastomeren in einem Stadium zeigt, wo die Tochterchromosomen sich zur Bildung der Kerne anschicken, und Fig. 9, wo in diesen beiden Zellen die Kerne anfangen sich zur nächsten Teilung vorzubereiten. Ich habe die beiden Bilder[1]), welche bei VAN BENEDEN und NEYT ohne Zwischenstadien aneinander gereiht sind, in meinen Figg. 76a und 83a (Taf. VI) wiedergegeben, wobei ich mir nur die Abänderung erlaubt habe, die bei VAN BENEDEN und NEYT in viel kleinerem Maßstabe gezeichnete Fig. 9 (meine Fig. 83a) ungefähr in der gleichen Größe zu zeichnen wie Fig. 8 (Fig. 76a). Ich stelle die beiden Bilder zum Vergleich neben meine entsprechenden Stadien, wodurch sich ohne weiteres ergiebt, welche Bedeutung ihnen zukommt.

Was zunächst Fig. 9 (meine Fig. 83a) anlangt, so zeigt sie zwei völlig ausgebildete, noch in Kontakt stehende Sphären, ganz übereinstimmend mit denen, die VAN BENEDEN im Ei zeichnet und von denen er sagt (S. 57), daß sie simultan auftreten. Dieses Bild beweist also jedenfalls über die Teilung der Centrosomen und Sphären gar nichts. Daß neben einem intakten Kern zwei in Kontakt stehende strahlige Kugeln mit Centralkörperchen bestehen können, hat übrigens schon im Jahre 1879 FOL für das Ei von Pterotrachea beschrieben und abgebildet.

Als das einzige Bild, welches die Teilung darthun könnte, bleibt sonach das der Fig. 8 übrig[2]). Was es vorstellt, darüber kann kein Zweifel sein: es zeigt das zur Scheibe abgeplattete Centrosom, ganz entsprechend meiner Fig. 76, und die damit Hand

1) d. h. von jedem nur die eine Blastomere.

2) Ein ähnliches Bild von einem noch jüngeren Stadium ist in VAN BENEDEN's Fig 7 (Pl. I) gezeichnet. Es dürfte ungefähr meiner Fig. 75 entsprechen.

in Hand gehende Abplattung der Sphäre. Das Bild ist, abgesehen von der feineren Ausführung, die ich als ziemlich schematisch bezeichnen muß, völlig korrekt, nur von dem Autor unrichtig gedeutet. Was VAN BENEDEN als Streckung von Centrosom und Sphäre zur Einleitung ihrer Teilung auffaßt, ist nichts anderes als die im optischen Schnitt sich darstellende Abplattung dieser Gebilde, die bei einer Drehung des Eies um seine Längsachse in jedem Moment genau das gleiche Bild liefern würde[1]). Es kann bei der vollen Uebereinstimmung dieser Figur mit den Befunden von KOSTANECKI und SIEDLECKI, ERLANGER und mir nicht zweifelhaft sein, daß auch der weitere Verlauf in dem Material von VAN BENEDEN und NEYT der gleiche sein würde, wie oben beschrieben, daß also diese angeblich in Teilung begriffenen Centrosomen und Sphären sich wieder zur Kugel abrunden würden. Allein diese folgenden Zustände von der Entstehung der Tochterkerne bis zu deren voller Ausbildung, also jene ganze wichtige Periode, in welcher sich die Abrundung des Centrosoms, seine Verkleinerung und Teilung, sowie die erste Größenzunahme der Tochtercentrosomen vollzieht, ist in den nach der Natur gezeichneten Bildern von VAN BENEDEN und NEYT gar nicht vertreten.

Offenbar war die Erhaltung der von den belgischen Forschern studierten Eier, wie ja schon aus ihren Angaben über die Konstitution der Centrosomen geschlossen werden muß, keine sehr gute, so daß ihre Präparate die Sphären und Centrosomen zwar auf jenen Stadien, wo sie auf der Höhe ihrer Entfaltung stehen, mit großer Deutlichkeit darboten, wogegen sich in jener Periode, wo diese Bildungen klein und unscheinbar sind, d. i. vor, während und nach der Teilung, nichts Sicheres von ihnen erkennen ließ. Wenn es für diese Behauptung noch eines Beweises bedürfte, so wäre er darin gegeben, daß den belgischen Autoren nicht nur in den Blastomeren diese Stadien vollig entgangen sind, sondern auch im Ei. Das Früheste, was sie nachweisen konnten,

1) Die Täuschung, der VAN BENEDEN hier unterlegen ist, indem er die Stadien der Abplattung für Teilungsstadien gehalten hat, ist natürlich bei Betrachtung ganzer Eier viel leichter möglich als an Schnitten, da die Begrenzung der Centrosomen und vor allem ihre Abgrenzung gegenüber den an die Kante sich ansetzenden, häufig sehr starken Radien viel weniger deutlich ist. Ich habe ganze Eier von den in Fig. 75 und 76 abgebildeten Stadien gesehen, nach welchen man ohne großen Zwang ein Bild, wie VAN BENEDEN's Fig. 7 (Pl. I), zeichnen könnte.

sind 2 bereits wohl ausgebildete, wenn auch noch in Kontakt stehende Sphären. Die von mir beschriebene einfache Archoplasma-Anhäufung mit einem zunächst einfachen, dann doppelten Centrosom und die allmähliche Herausbildung der beiden Sphären aus diesem Zustand, Verhältnisse, die sowohl ERLANGER wie KOSTANECKI und SIEDLECKI ganz übereinstimmend bestätigt haben, hat VAN BENEDEN nicht erkennen können.

Anmerkung. VAN BENEDEN's Werk hat, mit vollem Recht, eine außerordentliche Wirkung ausgeübt, und es ist für diese Wirkung nicht sehr wichtig, wenn es sich nachträglich ergiebt, daß die von diesem hervorragenden Forscher aufgestellte Behauptung einer Persistenz und Teilung der Centrosomen nicht auf einer wirklichen Beobachtung der in Betracht kommenden Stadien, sondern nur auf irrtümlicher Deutung eines Zustandes und Ignorierung der folgenden beruhte. Immerhin ist dieser Sachverhalt für die Geschichte der Centrosomenfrage bemerkenswert, wie denn überhaupt vom historischen Standpunkte aus hier eine Anmerkung am Platze sein dürfte. Obgleich das zeitliche Verhältnis meiner Publikationen zu denen von VAN BENEDEN (und NEYT) bis auf den Tag genau klar liegt und sowohl in der Abhandlung der genannten Autoren, wie auch in meiner ausführlichen Arbeit vom Jahre 1888 dargestellt ist, zeigt sich in der Litteratur von Anfang bis in die neueste Zeit, daß eine Anzahl von Forschern, welche über diese Fragen schreiben, von einem Anteil meinerseits trotz Kenntnis meiner Arbeiten gar nichts zu wissen scheinen. Es genüge, anstatt vieler Namen einen einzigen ausgezeichneten zu nennen, denjenigen WALDEYER's, dem schon bei Abfassung seines bekannten, höchst verdienstvollen kritischen Referates von 1888 (102) derjenige Teil meiner ersten Mitteilung, der von den Centrosomen und ihrer Teilung handelt, entgangen war. Es mag zum Teil eine Wirkung dieses Aufsatzes WALDEYER's gewesen sein, daß das gleiche Versehen in die Publikationen anderer Autoren übergegangen ist. Ich habe mich gegenüber diesen irrtümlichen Darstellungen des Verhältnisses bisher darauf beschränkt, gelegentlich die Gleichzeitigkeit der in Betracht kommenden Veröffentlichungen zu erwähnen. Nachdem dies aber ohne Wirkung war und z. B. in einem neueren Referat WALDEYER's vom Jahre 1895 (103) in dem dort gegebenen historischen Ueberblick über die Centrosomenfrage mein Name wieder vollständig fehlt [1]), könnte mein weiteres Ignorieren den Anschein erwecken, als wenn ich mit dieser Auffassung einverstanden sei. Deshalb konstatiere ich hiermit, daß die erste Publikation, in der das Fortbestehen des Spindelpolkörperchens und die Teilung desselben in die beiden für die nächste Karyokinese bestimmten Polkörperchen beschrieben ist, von mir herrührt, und daß erst kurz darauf, ganz unabhängig davon, die Mitteilungen von VAN BENEDEN und NEYT erschienen sind. Es

1) Aehnlich in WALDEYER's Vortrag vom Jahre 1897: Befruchtung und Vererbung (104).

genügt, um dies klarzustellen, einen Satz aus dem Postskriptum zu der Abhandlung der beiden belgischen Forscher zu citieren (p. 78), welcher lautet: „De plus, plusieurs des faits relatés ci-dessus, en ce qui concerne l'origine, la destinée des sphères attractives, et notamment la division des corpuscules centraux, ont été observés par M. le Dr. Boveri." — Daß das Verhältnis sich nunmehr noch in weit höherem Maße zu meinen Gunsten herausgestellt hat, bedarf nach dem oben Dargelegten keiner weiteren Ausführung.

Nachträgliche Anmerkung. Wie falsch die in Rede stehenden Verhältnisse vielfach selbst von Autoren dargestellt werden, von denen man eine genaue Kenntnis derselben erwarten dürfte, dafür kommt mir soeben wieder ein schlagendes Beispiel vor Augen. Flemming schreibt in einem Aufsatz „Ueber Zellteilung", der in No. 16 der Berliner klin. Wochenschrift (1900) erschienen ist, mit Rücksicht auf die Centrosomen in einer Anmerkung (S. 3): „Entdeckt von E. Van Beneden, 1875—1876; alsbald bestätigt von Boveri." — Diese Darstellung enthält so viel Unrichtiges, als man in einen so kurzen Satz nur bringen kann. Erstlich sind die Centrosomen nicht zuerst von Van Beneden, sondern von Flemming selbst beschrieben worden, wie näher bei E. Fürst (46, S. 103) ausgeführt ist. Flemming scheint auf diese Entdeckung zu Gunsten Van Beneden's verzichten zu wollen; allein er kann nicht davon befreit werden, der erste gewesen zu sein, der Centrosomen als körperliche Gebilde im Centrum der karyokinetischen Radiensysteme klar beschrieben und abgebildet hat. Daß er auf diese Entdeckung nicht viel Gewicht legt, ist gerechtfertigt. Denn der bloße Nachweis körperlicher Differenzierungen in den Polen der fertigen Spindel — und weiter ist weder Flemming, noch im Jahre darauf Van Beneden gelangt — hatte für unsere Einsicht in die Zellteilungsphänomene kaum eine Bedeutung Ist ja doch Bütschli, der an Stelle dieser Centralkörperchen nur „Centralhöfe" unterscheiden konnte, als derjenige Forscher zu bezeichnen, der damals weitaus am tiefsten in das Wesen der karyokinetischen Erscheinungen eingedrungen war. — Das Vorhandensein der „Spindelpolkörperchen" (corpuscules polaires) wurde von verschiedenen Autoren für mancherlei Zellen alsbald bestätigt, nicht aber, wie Flemming in dem oben citierten Satze behauptet, von mir; denn ich war damals ein 14jähriger Gymnasiast und habe erst etwa 10 Jahre später begonnen, mich mit cellulären Untersuchungen zu beschäftigen. Ich weiß wohl, was Flemming mit seiner Bemerkung im Auge hat; er meint meine Veröffentlichung vom Jahre 1887 (9), in der ich das Spindelpolkörperchen für die Blastomeren von Ascaris meg. als dauerndes Zellenorgan nachgewiesen, seine Vermehrung durch Zweiteilung und seinen Anteil an der Bildung der Sphären und indirekt am Aufbau der mitotischen Figur beschrieben habe. Allein hiermit habe ich nicht E. Van Beneden bestätigt, sondern diese Thatsachen, welche die Grundlage für die Lehre von den Centrosomen bilden, sind in dieser meiner Publikation überhaupt zum ersten Mal beschrieben.

Abschnitt C.

Allgemeiner Teil.

Kapitel I.

Größe und Beschaffenheit der Centrosomen. Die Centriolen.

Die Centrosomen sind entdeckt und in ihrer ganzen Geschichte von einer Teilung bis zur nächsten verfolgt worden, ehe man besondere Färbemittel zu ihrer Darstellung anwandte. Daraus geht schon hervor, daß sie eine Eigenschaft besitzen müssen, welche sie — an konservierten Objekten[1]) — von ihrer Umgebung unterscheiden läßt. Diese Eigenschaft ist ihr starkes Lichtbrechungsvermögen, wie es in Glycerin und besonders in Wasser zur Wirkung kommt. Ich habe schon in meinen ersten Veröffentlichungen auf diese Eigenschaft ausdrücklich aufmerksam gemacht und wieder im Jahre 1895 auf die Wichtigkeit der Untersuchung ungefärbter Präparate in schwach lichtbrechenden Medien hingewiesen. Trotzdem ist die Meinung fast allgemein verbreitet, daß die Centrosomen nur mit besonderen Färbemethoden dargestellt werden könnten. Eine Ausnahme macht neuerdings E. Ballowitz (1), der bei seinen schönen Untersuchungen über die Centrosomen im Salpenepithel wieder zu jenem einfachen Untersuchungsverfahren zurückgekehrt ist und bei seinem Objekt die ungefärbten Centrosomen trotz ihrer Kleinheit so deutlich und scharf begrenzt findet, daß sie leicht und sicher erkannt werden können. Seine Beobachtungen führen ihn zu dem Satze (S. 4), „daß es mit größerer Sicherheit und mehr Konstanz gelingt, die Centrosomen an dem mit Flemming'scher Lösung fixierten, ungefärbten Material zu erkennen, als durch specifische Tinktion an den mit Sublimat behandelten Objekten sichtbar zu machen“, eine Ueberzeugung, die mit dem, was ich 1895 (S. 62) hierüber gesagt habe, aufs beste übereinstimmt.

In manchen Zellen wird dieses starke Lichtbrechungsvermögen vielleicht genügen, um Centrosomen, auch wenn sie direkt in in-

1) Die Erkennung der Centrosomen im Leben scheint nur bei sehr wenigen Objekten möglich zu sein. Hierher gehören einige einzellige Organismen, so nach der von Lauterborn (74) bestätigten Entdeckung Bütschli's (24) gewisse Diatomeen, sowie einige Heliozoen (Schaudinn, 96); sodann nach dem oben Mitgeteilten die Blastomeren von Ascaris meg.

differentes Protoplasma eingebettet sind, mit Sicherheit aufzufinden. In den Objekten dagegen, die mir genauer bekannt sind, giebt es im Protoplasma noch mancherlei stark lichtbrechende Körperchen von zum Teil ganz der gleichen Größe, so daß die Centrosomen, wenigstens auf gewissen Stadien, nur durch ihre Lage in einer specifischen Umgebung: der Sphäre, kenntlich werden. So sind z. B. die kleinen Centrosomen in den ruhenden Blastomeren von Ascaris ganz allein nur durch ihre Lage im Mittelpunkte der Sphäre als solche nachweisbar. Freilich gilt dies nach meinen Erfahrungen nicht nur für ungefärbte, in Wasser oder Glycerin untersuchte Präparate, sondern auch für alle Arten von Färbungen. Denn die im Protoplasma verstreuten Körner, die mit den Centrosomen gleiche Größe und gleiches optisches Verhalten aufweisen, scheinen sich auch den Farbstoffen gegenüber und speciell gegen das Eisenhämatoxylin ganz entsprechend zu verhalten. So ist auch am Eisenhämatoxylin-Präparat das Centrosom der ruhenden Ascaris-Blastomere von den bald spärlichen, bald zahlreichen ganz gleich aussehenden Körnern nur durch seine Lage in einer besonderen Umgebung unterscheidbar.

Einen Farbstoff, der Centrosomen specifisch färbt, in dem Sinne, wie sich das Karmin als specifischer Chromatin-Farbstoff bezeichnen läßt, giebt es bis jetzt nicht; und das nicht selten angeführte Argument, daß ein Gebilde als Centrosom anzusehen sei, weil es sich in Eisenhämatoxylin schwarz färbt, kann nicht das geringste Gewicht beanspruchen. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß es Zellen giebt, in deren Protoplasma andere schwarz färbbare Körperchen vollständig fehlen, so daß das, was im Protoplasma dieser Zellen das Eisenhämatoxylin besonders stark festhält, immer ein Centrosom ist. Gerade in diesen Fällen aber dürften die Centrosomen nach den Erfahrungen von mir und Ballowitz durch die Betrachtung der ungefärbten Objekte in Wasser oder Glycerin mit gleicher Sicherheit nachweisbar sein.

Und so glaube ich, daß man im allgemeinen bezüglich der Darstellungsmittel für Centrosomen folgendes behaupten darf. Wo das Protoplasma und die Centrosomen so beschaffen sind, daß diese Körperchen an gefärbten und speciell an Eisenhämatoxylin-Präparaten mit Bestimmtheit als solche kenntlich sind, da werden sie sich, wenn die Verhältnisse nicht ganz minutiöse sind, auch an ungefärbten Präparaten erkennen lassen. Wo dagegen die letztere Art der Untersuchung wegen Mangels einer specifischen Umgebung und wegen des Vorhandenseins ganz ähnlicher licht-

brechender Körperchen eine Erkennung der Centrosomen nicht gestattet, da dürfte auch in der Regel die Färbung nichts nützen. Ich führe als Beispiel die Erfahrungen von Mac Farland über die Befruchtung des Eies von Pleurophyllidia californica an, wo die Sperma-Centrosomen, solange sie von einer Strahlung umgeben sind, als schwarze Pünktchen aufs klarste hervortreten, desgleichen später die von Strahlung umgebenen, ohne Zweifel damit identischen Centrosomen der ersten Teilungsfigur, wogegen auf den Zwischenstadien, in denen die Sphären fehlen, auch die Centrosomen nicht erkennbar sind, weil Hunderte von indifferenten Körnern des Protoplasmas sich genau ebenso darstellen.

Mit diesen Auseinandersetzungen will ich der starken Ueberschätzung entgegentreten, welche die Eisenhämatoxylin-Färbung erfahren hat; den hohen Wert dieser Methode erkenne ich jetzt, wie früher, rückhaltlos an. Er liegt einmal in der bequemen und demonstrativen Art der Darstellung der Centrosomen an Dauerpräparaten und in der Möglichkeit, bei richtiger Anwendung der Methode (vgl. Abschnitt A) feinere Strukturen (Centriolen) in denselben mit besonderer Klarheit zur Anschauung zu bringen; sodann aber, und dies ist das Wichtigste, wird die intensive Schwarzfärbung auf hellem Grunde Centrosomen von einer Kleinheit noch erkennen lassen, die durch ihr bloßes Lichtbrechungsvermögen nicht mehr nachweisbar sind.

Im allgemeinen sind die Centrosomen so kleine Körperchen, daß schon dieser Umstand die Entscheidung, ob sie eine weitere Struktur besitzen, sehr erschweren muß. Berücksichtigt man ferner, daß in letzter Zeit Centrosomen meist im Zustande tiefer Schwarzfärbung studiert worden sind, so läßt sich leicht verstehen, daß über ihre Struktur nur wenige Angaben vorliegen, ja daß eine für unsere Hilfsmittel nachweisbare weitere Zusammensetzung überhaupt als etwas den Centrosomen nicht Zukommendes in Abrede gestellt werden konnte.

Bei dieser Frage ist nun zu unterscheiden zwischen dem Vorhandensein eines specifischen Centralgebildes, des Centriols, und einer feineren Struktur der das Centriol umgebenden Centrosomen-Substanz, des Centroplasmas. An dieser Stelle soll nur von diesem letzteren die Rede sein. Ich selbst finde das Centroplasma an der Mehrzahl der von mir untersuchten Objekte mit allen Methoden fast oder völlig homogen. Nur im Seeigel-Ei konnte ich eine feinere Struktur erkennen, die je nach der Konservierung einigermaßen wechselnd ist und die ich an den Präparaten, die

ich für die zuverlässigsten halte, als eine ungemein feine Schaumstruktur bezeichnen möchte. Daß ein ähnliches Gefüge auch anderwärts vorkommt, lehren z. B. die schönen Abbildungen SOBOTTA's (97) vom Amphioxus-Ei, desgleichen diejenigen GRIFFIN's (48) vom Thalassema-Ei (er bezeichnet die Centrosomen als Centrosphären) und manche anderen Angaben der Litteratur. Da es sich in allen diesen Fällen um sehr große Zellen und demgemäß um sehr große Centrosomen handelt, so könnte man denken, daß hier eine Struktur, die überall besteht, zu Dimensionen ausgebildet sei, die uns in den Stand setzen, sie wahrzunehmen. Denn die gleichmäßige Schwarzfärbung, welche viele Centrosomen in Eisenhämatoxylin annehmen, ist durchaus kein Beweis für homogene Beschaffenheit; auch das netzig-wabige Seeigel-Centrosom kann sich bei diesem Verfahren als schwarze Kugel darstellen (Fig. 54, Taf. IV). Man könnte aber auch annehmen, daß in jenen Fällen, wo eine Zelle sehr große Centrosomen nötig hat, in das eigentliche Centroplasma eine andere Substanz in Form von kleinsten Tröpfchen eingelagert sei, so daß das Centrosoma von der Furchungsspindel eines Seeigel-Eies sich zu jenem des Ascaris-Eies etwa verhalten würde wie ein Actinosphaerium zu einer Amöbe.

Als Kunstprodukte muß ich nach meinen Erfahrungen alle diejenigen Bilder bezeichnen, in denen in einer Sphäre an Stelle eines einfachen, sei es homogenen, sei es wabigen Körperchens, ein Haufen von Körnchen zu sehen ist. Nachdem ich an den verschiedensten Objekten (vgl. Abschnitt A), bei denen über die normale Beschaffenheit der Centrosomen kein Zweifel bestehen kann, einen körnigen Zerfall als Folge mangelhafter Konservierung oder pathologischer Veränderungen eintreten sah, halte ich mich für berechtigt, diejenigen Fälle der Litteratur, in denen als Centrum der Astrosphäre ein variabler Komplex von zahlreichen Körnchen beobachtet worden ist, speciell also die Angaben M. HEIDENHAIN's über die „Mikrocentren" mehrkerniger Riesenzellen (55) in gleicher Weise zu beurteilen [1]).

Als centrale Differenzierung enthält das Centrosom ein noch viel kleineres Körnchen, das Centralkorn oder Centriol, welches gleichfalls unter Umständen ohne Färbung sichtbar sein

1) HEIDENHAIN's „Mikrocentren" in den Riesenzellen des Knochenmarkes verlangen allerdings eine andere, schon früher von mir gegebene Deutung, worauf ich unten zurückkomme.

kann, so daß ich schon im Jahre 1888 im Stande war, es im Ascaris-Ei auf gewissen Stadien nachzuweisen. Das Centriol ist noch stärker lichtbrechend als das Centrosom, und dieser Umstand sowohl, wie sein Verhalten gegen das Eisenhämatoxylin weisen darauf hin, daß es dichter ist als das Centroplasma. Daß dieses Gebilde ein Bläschen sei, wie Häcker (49) für das Ei von Sida crystallina und Erlanger (35) für das Ascaris-Ei angegeben haben, muß ich für die von mir studierten Objekte bestreiten; ich finde das Centriol überall als ein Pünktchen, in Eisenhämatoxylin-Präparaten, in denen es gefärbt ist, als ein schwarzes Pünktchen, dessen Kleinheit jede weitere Analyse unmöglich macht.

Vergleicht man das Centrosom mit seinem Centralkorn, wie es im Seeigel-Ei, im Ei und den Spermatocyten von Ascaris, in den Ovocyten von Diaulula ganz übereinstimmend vorliegt, in 3 Tiergruppen also, für die wir keinen Anhaltspunkt irgend näherer Verwandtschaft haben, so wird man zu der Meinung gedrängt, daß in dieser Beschaffenheit des Centrosoms ein Verhalten von sehr allgemeiner Verbreitung gegeben sein müsse. Es dürfte daher an dieser Stelle eine kurze Erörterung am Platze sein, wie jene Fälle, wo in der Sphäre ausdrücklich ein nicht weiter zusammengesetztes Gebilde beschrieben worden ist, zu beurteilen sind.

Zunächst sind solche Fälle zu erwähnen, wo die Abbildungen keinen Zweifel lassen, daß die Autoren als Centrosomen die Centriolen in Anspruch nahmen, während sie die Centrosomen selbst zwar mehr oder weniger klar gesehen, aber als Sphäre, Markschicht der Sphäre, Centroplasma, Centrosphäre oder anders bezeichnet haben. Hierher gehören, außer den oben für das Seeigel-Ei aufgeführten Angaben von Kostanecki und Erlanger, diejenigen von Griffin (48) für das Ei von Thalassema, von Mead (80) für das Ei von Chaetopterus u. a. Hier handelt es sich also wesentlich nur um eine Differenz in der Benennung, und wenn manche Darstellungen den Eindruck machen, als sei im Umkreis der Centriolen ein von der Sphäre unterscheidbares Centralgebilde (Centrosom) nicht vorhanden, so glaube ich, aus den ganz ähnlichen Angaben, welche für Ascaris nnd Echinus gemacht worden sind, vorläufig zu dem Schlusse berechtigt zu sein, daß ungünstige Untersuchungsbedingungen die Abgrenzung des Centrosoms gegen die Sphäre übersehen ließen [1]).

---

1) Eine eingehendere Erörterung hierüber siehe in Kapitel III: Das Verhältnis von Centrosom und Centriol zur Sphäre.

Sodann sind Fälle zu verzeichnen, wo ein unzweifelhaftes Centrosom vorliegt, für welches die Existenz von Centriolen in Abrede gestellt wird. Dahin gehören die Angaben von Sobotta (97) für das Amphioxus-, von Behrens (2) für das Forellen-Ei. Daß die letzteren irrtümlich sind, daran kann nach den Untersuchungen Henneguy's (58), die neuerdings von W. His (68) bestätigt worden sind, kein Zweifel bestehen. Mögen die Verhältnisse bei der Forelle auch in mancher Hinsicht noch unklar sein, so hat doch Henneguy in vielen seiner Figuren im Centrum der Sphäre einen größeren kugeligen Körper, das Centrosom, mit einem winzigen Korn, dem Centriol, abgebildet. Es dürfte kaum zu kühn sein, auch beim Amphioxus das Gleiche anzunehmen, um so mehr, als Sobotta in Fig. 29 (Taf. V) in den riesig aufgequollenen Centrosomen je ein kleines Körperchen abgebildet hat, das sehr wohl dem Centriol entsprechen könnte.

Endlich bezüglich solcher Angaben, die sich auf sehr kleine Zellen beziehen, möchte ich folgendes zur Erwägung geben. Ich habe in Fig. 110 eine Zelle aus einer Blastula von Ascaris, in Fig. 111a—c verschiedene Zellen aus einem älteren Embryo abgebildet; die Centrosomen besitzen ungefähr die gleiche relative Größe wie im Ei. Ich habe derartige kleine Zellen in allen Stadien der Teilung gesehen; das Verhalten der Centrosomen ist genau das gleiche wie in den primären Blastomeren, das Anwachsen bei der Vorbereitung zur Teilung, die Abplattung während der Anaphasen sind deutlich zu konstatieren. In diesen Centrosomen Centriolen nachzuweisen, war mir unmöglich. Daß sie vorhanden sind, so gut wie in den Centrosomen des Zwei- und Vierzellen-Stadiums, wird nicht zu bezweifeln sein; wenn sie hier schon an der Grenze der Sichtbarkeit stehen, so ist es nicht zu verwundern, daß sie bei der Verkleinerung aller Verhältnisse, wie sie während der Furchung eintritt, schließlich unter unser Wahrnehmungsvermögen heruntergehen. Daraus dürfte aber zu schließen sein, daß man in kleinen Zellen, so in den meisten Gewebezellen, sowie in den Samenbildungszellen der meisten Organismen, auf einen Nachweis der Centriolen wegen ihrer Kleinheit nicht rechnen darf.

Es scheint mir hier, wie nebenbei bemerkt sein mag, einer derjenigen Fälle vorzuliegen, wo wir die Existenz von Strukturen annehmen müssen, ohne etwas davon zu sehen.

Was nun die Größenverhältnisse des Centrosoms und seines Centralkorns anlangt, so geht schon aus dem gewaltigen Größenwechsel, welchen ein und dasselbe Centrosom von seiner Entstehung bis zu seiner Teilung unter Umständen zu durchlaufen hat, hervor, daß bei einer Vergleichung der Centrosomengröße verschiedener Zellen nur genau entsprechende Stadien mit einander verglichen werden dürfen. Diese Forderung ist bisher meistens außer Acht gelassen worden, und der Kampf, der von gewissen Seiten gegen die Existenz großer Centrosomen geführt wird, beruht nicht allein auf einem verschiedenen Verhalten verschiedener Zellenformen und auf der Gewohnheit mancher Autoren, nur diejenigen Objekte als maßgebend anzusehen, die sie selbst studiert haben, sondern zum Teil auch darauf, daß man die Centrosomen ruhender Zellen mit jenen von Zellen in Teilung vergleichen zu dürfen glaubte.

Als diejenigen Stadien, welche wir von einer Zellenart zur anderen am sichersten vergleichen können, sind einerseits das der vollen Zellenruhe, andererseits das der fertig ausgebildeten Teilungsfigur mit den zur Aequatorialplatte angeordneten Chromosomen zu bezeichnen. Vergleicht man die Centrosomengröße verschiedener Zellen auf diesen Stadien, so wird sich ganz im groben die gleiche Regel aufstellen lassen, die auch für den Kern gilt, daß das Centrosom um so größer ist, je größer die Zelle, des es angehört. Dieser Satz gilt ganz streng für große und kleine Zellen gleicher Art vom gleichen Organismus. Ich habe in Fig. 110 und 111 (Taf. VIII) Zellen aus verschieden alten Embryonen von Ascaris megalocephala wiedergegeben und neben die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Eier und primären Blastomeren gestellt. Die Centrosomen dieser Zellen besitzen vielleicht $^1/_{100}$ und noch weniger von dem Volumen derer des Eies, aber im Verhältnis zur Größe der Zelle entsprechen sie aufs beste denen der Eier vom gleichen Stadium. Fast möchte man dies für selbstverständlich und kaum erwähnenswert halten. Allein nachdem behauptet worden ist, daß die Centralkörperchen Gebilde seien, in deren Natur es notwendig liege, daß sie über eine gewisse Größe nicht hinausgehen, so daß sie auch in den größten Zellen ein gewisses Maß nicht übersteigen könnten, ist es nicht überflüssig, besonders auf jenen Parallelismus aufmerksam zu machen und ganz allgemein zu konstatieren, daß die Centrosomen in ihrer Größe der gleichen, zwischen sehr weiten Grenzen liegenden Variabilität unterliegen, wie die Chromosomen,

die Zellkerne, die Zellen selbst oder ein aus vielen Zellen aufgebauter Organismus.

Viel enger als die Beziehung der Centrosomengröße zur Größe der Zellen ist ihre Abhängigkeit von der Größe der Spindelfigur. Je größer die Spindel, um so größer sind die Centrosomen. Man vergleiche für die Richtigkeit dieses Satzes die Teilungsfiguren in den Eiern von Ascaris, von Echinus, von Amphioxus (SOBOTTA, 97), von der Forelle (BEHRENS, 2), von Prostheceraeus (KLINCKOWSTRÖM, 71), von Thalassema (GRIFFIN, 48), in den Spermatocyten ven Ascaris (BRAUER, 21, FÜRST, 46) und Helix (MURRAY, 86), in den Ovocyten von Diaulula (MAC FARLAND, 79) und Thysanozoon (VAN DER STRICHT, 99), in den roten Blutkörperchen des Entenembryos (M. HEIDENHAIN, 55, 56) und viele andere. Würde man alle diese Teilungsfiguren auf die gleiche Größe bringen, so wäre die Uebereinstimmung in der Größe der Centrosomen eine höchst auffallende.

Allerdings giebt es von dieser Regel sehr weitgehende Ausnahmen. So scheinen besonders bei dem klassischen Objekt der Wirbeltier-Histiologen, dem Salamander, relativ sehr kleine Centrosomen vorzukommen, was allerdings nur für die Teilungsstadien gilt. Denn die Centrosomen ruhender Salamanderzellen sind relativ ungefähr ebenso groß wie die einer Ascaris-Blastomere. Allein sie wachsen bei der Vorbereitung zur Kernteilung nicht, sondern werden nach den schönen und sorgfältigen Untersuchungen von MEVES (81, Taf. IV, Fig. 52—57) entschieden kleiner, so daß sie in der fertigen Spindel, falls hier nicht durch konzentrische Entfärbung künstliche Verkleinerung zu Stande gekommen ist, am kleinsten sind. Damit steht nun offenbar die andere Erscheinung in Zusammenhang, daß die neuen Radiensysteme, die sonst auf jenen Stadien, wo die Tochtercentrosomen sich von einander zu entfernen beginnen, noch sehr schwach entwickelt sind, in den Spermatocyten von Salamandra gerade während der Trennung der Centrosomen am mächtigsten entfaltet sind (MEVES, Taf. IV, Fig. 52—55), um dann immer mehr abzunehmen, so daß an der fertigen Spindel (Fig. 57) kaum Spuren von Polradien zu sehen sind, während in jenen Fällen, wo die Centrosomen während der Karyokinese wachsen, auf diesem Stadium oder noch später die Strahlung am mächtigsten ist. Dieses abweichende Verhalten der Strahlung in den Salamandra-Spermatocyten hängt aber wahrscheinlich wieder irgendwie zusammen mit der mächtigen Entfaltung der bei der Teilungsmechanik so wichtigen Centralspindel.

Und so dürften gerade solche Ausnahmen das Vorhandensein gewisser allgemein giltiger Abhängigkeitsverhältnisse für die Größe der Centrosomen nahe legen.

Bezüglich der Größe der Centriolen glaube ich behaupten zu dürfen, daß sie einigermaßen der Größe der Centrosomen parallel geht. Die Centriolen des Seeigel-Eies und der Ovocyten von Diaulula sind, wie die Centrosomen dieser Zellen, erheblich größer als die entsprechenden Gebilde des Ascaris-Eies. Bei derartigen Vergleichungen muß aber immer berücksichtigt werden, daß bei der Darstellung der Centriolen mittelst Eisenhämatoxylins durch konzentrische Entfärbung künstliche Verkleinerung bis zu Pünktchen, die gerade noch wahrnehmbar sind, hervorgerufen werden kann, so daß es nicht statthaft ist, ein beliebig weit ausgezogenes Präparat als Grundlage für Angaben über die Größe der Centriolen zu wählen.

Eine sehr allgemeine Eigenschaft der Centrosomen scheint ihr rhythmischer Größenwechsel zu sein: daß sie anwachsen und wieder klein werden, welch letzterer Prozeß bereits mit der Teilung Hand in Hand gehen kann. Mäßig ist dieser Wechsel in den Spermatocyten von Ascaris, viel ausgeprägter im Ascaris-Ei, sehr stark im Seeigel-Ei; denn man kann nicht umhin, den großen ellipsoiden Körper, wie er in den Figg. 58 und 62 (Taf. V) vorliegt, als Centrosoma zu bezeichnen.

Dieses Wachstum der Centrosomen geht ganz kontinuierlich vor sich und geschieht sicher nicht durch Apposition, sondern ist, wie die damit einhergehenden Veränderungen in der Reaktion des ganzen Körpers beweisen, ein intussuceptionelles, das sich einer weiteren Analyse ebenso entzieht, wie das Wachstum einer Zelle. Auffallender als das Heranwachsen dürfte vielleicht die Verkleinerung erscheinen, obgleich es auch dafür nicht an Analogien fehlt. Ich führe die merkwürdige Verkleinerung an, die Rückert (92) an den Chromosomen im Keimbläschen des Haifisch-Eies entdeckt hat.

Merkwürdigerweise fällt die größte Anschwellung des Centrosoms nicht überall mit der gleichen Phase des mitotischen Prozesses zusammen. Im Ascaris-Ei und ebenso in den Spermatocyten dieses Wurmes sind die Centrosomen vor voller Ausbildung der Teilungsfigur am größten, im Seeigel-Ei vergrößern sie sich kontinuierlich während der Bewegung der Tochterplatten, ähnlich verhält es sich in den Ovocyten von Diaulula und, wie es scheint,

in vielen anderen Fällen; in den Spermatocyten von Salamandra nehmen sie nach MEVES, wie oben bereits erwähnt, schon während ihrer Entfernung von einander an Größe ab.

Es wird unten eingehend zu betrachten sein, von wie großem Einfluß diese Verschiedenheiten auf die Art der Centrosomen-Teilung sind; hier sei nur erwähnt, daß das gewaltige Anwachsen des Centrosoms, wie es z. B. im Seeigel-Ei stattfindet, nicht zu einer entsprechend kontinuierlichen Verkleinerung führt, sondern zu einer ganz plötzlichen. Während bei Ascaris das Centrosom ganz allmählich an Größe abnimmt, ohne daß man für gewöhnlich eine Abstoßung geformter Teile wahrnehmen kann, stößt das Centrosom des Seeigel-Eies, nachdem es seine volle Größe erreicht hat, den größten Teil seiner Substanz fast plötzlich ab, und, ähnlich wie aus einer Algen-Zelle sich ein kleiner lebender Teil herauszieht und fortan die „Zelle“ repräsentiert, so bleibt als „Centrosom“ nur ein Teil zurück, alles andere mischt sich mit dem umgebenden „Protoplasma“. Ganz entsprechend wird bei Diaulula der größte Teil des riesig herangewachsenen Centrosoms als Centralspindel abgeworfen, nur ein kleiner Teil bleibt übrig in Gestalt der Tochtercentrosomen.

Kapitel II.

Teilung der Centrosomen.

Die Teilung des Centrosoms wird eingeleitet und in manchen Fällen lange vorbereitet durch die Teilung des Centriols in zwei Tochtercentriolen. Von diesem Prozeß ist bei der Kleinheit der Verhältnisse nichts Näheres zu ermitteln; oft wird es unmöglich sein, zu entscheiden, ob noch ein gestrecktes einfaches oder bereits zwei Centriolen vorliegen. Im übrigen aber lassen sich so kontinuierlich, entsprechend den Phasen der Kernmetamorphose, alle Stadien von einem einfachen kugeligen zu einem gestreckten und dann doppelten Centriol verfolgen, daß die Zweiteilung selbst unzweifelhaft ist. Ohne jede Ausnahme fand ich in den von mir untersuchten Objekten nach der Teilung zwei Centriolen, niemals mehr. Die beiden Schwestercentriolen zeigen fast immer gleiche Größe; doch kommt es vor, daß sie deutlich ungleich erscheinen. Berücksichtigt man aber die Eigenschaften der Eisen-

hämatoxylin-Färbung, so wird man daraus noch nicht ohne weiteres schließen dürfen, daß sie wirklich verschieden groß sind.

Sind die Schwestercentriolen weiter von einander entfernt, so kann man an manchen Objekten eine deutliche Brücke zwischen ihnen wahrnehmen. Ob dies eine bei der Teilung nachbleibende Verbindung oder eine sekundäre Differenzierung ist, dürfte, wie schon Mac Farland hervorhob, sehr schwer zu entscheiden sein. Für das Seeigel-Ei möchte ich aber doch das letztere annehmen. Denn ich habe diese Brücke auf Stadien, wo die Centriolen bereits weit genug von einander abstehen, um die Erkennung einer Verbindungsbrücke zu ermöglichen, nicht gefunden, während sie später sehr deutlich wird.

Ist die Teilung des Centriols, soweit wir beobachten können, in allen Objekten wesentlich der gleiche Vorgang, so verläuft die Teilung des Centrosoms selbst unter verschiedenen Modifikationen. Diese Verschiedenheiten hängen vor allem davon ab, ob sich das Centrosom im Zustand seines größten Volumens oder erst nachdem es sich wieder verkleinert hat, zur Teilung anschickt. Im letzteren Falle, der durch die Spermatocyten und Furchungszellen von Ascaris repräsentiert wird und der wahrscheinlich für alle Zellen mit langer Ruhe zwischen zwei Teilungen typisch ist, verläuft die Teilung sehr einfach, besonders einfach in den Spermatocyten von Ascaris. Hier streckt sich das Centrosom in der Richtung der Verbindungslinie der beiden Centriolen in die Länge, und um jedes Centriol schnürt sich die Hälfte des Centroplasmas ab. Die Substanz des Muttercentrosoms scheint ganz oder fast ganz in die beiden Tochtercentrosomen aufzugehen, die sich alsbald zu Kugeln abrunden und nun wieder von neuem heranwachsen.

Falls in den Blastomeren von Ascaris nicht jene oben als unwahrscheinlich bezeichnete Eventualität verwirklicht ist, daß die neuen Centrosomen aus den beiden Centriolen des Muttercentrosoms durch Wachstum hervorgehen, so stimmt die Centrosomenteilung mit der in den Spermatocyten in der Hauptsache überein. Der einzige Unterschied ist der, daß die Centrosomen, die bei der Teilung noch viel kleiner sind als die der Spermatocyten, sich nicht alsbald vollständig von einander abschnüren, sondern daß eine äquatoriale Zone zu einem Stiele auswächst, der nach einiger Zeit verschwindet. Hat Erlanger recht, daß dieser Stiel in der Mitte reißt und in die Tochtercentrosomen eingezogen wird, so geht auch hier das verkleinerte Muttercentrosom völlig in den Tochtercentrosomen auf; degeneriert der Stiel in loco, wie ich es

für wahrscheinlicher halte, so hätten wir schon hier ganz deutlich ausgeprägt jene Abstoßung von Substanz bei der Centrosomenteilung, die in anderen Fällen zu so großer Bedeutung gelangt. (Textfigur A, Reihe I, S. 102.)

Wesentlich anders nun gestalten sich die Verhältnisse, wenn das Centrosoma sich in einem Stadium zur Teilung anschickt, wo es sein größtes Volumen besitzt und wo dann Verkleinerung und Teilung in einander greifen.

Einer der lehrreichsten Fälle dieser Art ist der von Mac Farland bei Diaulula festgestellte. Das Centrosom wächst zu einem großen, spindelförmigen Körper heran, in dessen halbkugelig vorgewölbte Enden die Centriolen zu liegen kommen; um jedes Centriol differenziert sich ein homogener, offenbar besonders dichter Teil des wachsenden Muttercentrosoms, der mittlere Teil wird faserig (Centralspindel); er entspricht einigermaßen dem Verbindungstiel des sich teilenden Centrosoms im Ascaris-Ei, nur daß er viel mächtiger ist. Dieser weitaus größte Teil des riesig gewachsenen Muttercentrosoms geht später im Protoplasma unter, die dichten Endknöpfe, die sich allmählich abrunden, repräsentieren die Tochtercentrosomen[1]). (Textfigur A, Reihe IV.)

Einen anderen Typus zeigt das Seeigel-Ei. Wie in den Ovocyten von Diaulula, so wird auch hier, nachdem das Centriol durch seine Spaltung die Teilung vorbereitet hat, das Centrosom nicht kleiner, sondern es nimmt noch sehr bedeutend an Volumen zu. Diese Vergrößerung entspricht offenbar dem kolossalen Wachstum, welches das Diaulula-Centrosom in seinem Uebergange zur Spindel erleidet. Nur geht in diesem letzteren Falle mit der Vergrößerung und Streckung Hand in Hand die Auseinanderbewegung der Tochtercentriolen nach den beiden Enden und damit die Entstehung zweier von Anfang an weit von einander entfernter Tochtercentrosomen, während bei Echinus auf dem entsprechenden Stadium die Tochtercentriolen noch mehr central liegen. Damit hängt es ohne Zweifel zusammen, daß sich nicht gleich 2 völlig selbständige Tochtercentrosomen differenzieren, sondern eine zuerst sehr verschwommene, allmählich sich konzentrierende biscuitförmige Verdichtung als zunächst gemeinsame Anlage der Tochter-

1) Sollte die Centralspindel in den Zellen des Salamanders durch Wachstum aus einer bei der Centrosomenteilung bleibenden Verbindungsbrücke hervorgehen, so wären die Verhältnisse wohl ebenso zu beurteilen, wie bei Diaulula.

centrosomen entsteht [1]). (Textfigur A, Reihe III.) Die wesentliche Uebereinstimmung beider Typen besteht darin, daß hier wie dort die Hauptmasse des großen Centrosoms ausgeschieden wird; was bei Diaulula als Centralspindel abgestoßen wird, geht bei Echinus als peripherer Hof verloren. Und ähnlich wie dort dieser der Auflösung bestimmte Teil als Centralspindel faserig wird, so nimmt auch der abgestoßene Teil des Seeigel-Centrosoms fädige Struktur an, indem seine Substanz zur Anlage der neuen Sphären Verwendung findet.

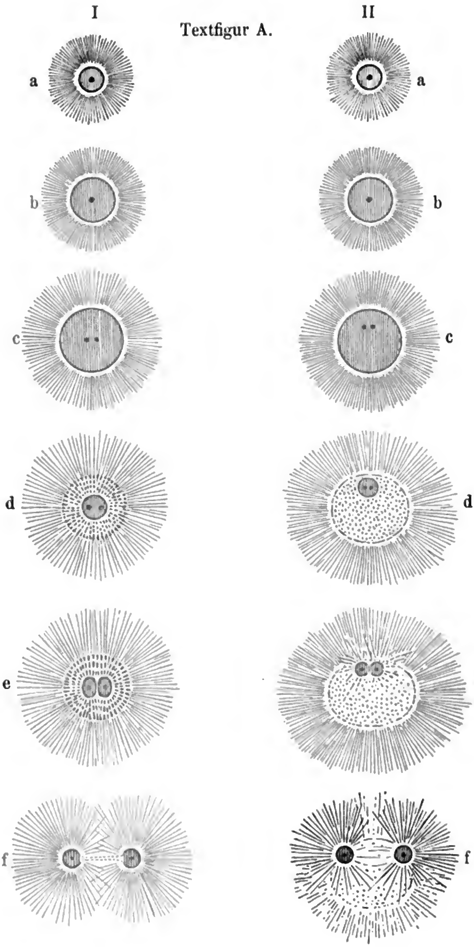
Daß zwischen diesen beiden Modi kein prinzipieller Unterschied besteht, lehren, abgesehen von manchen typischen Bildern, gewisse Abnormitäten, welche im Seeigel-Ei dann auftreten, wenn das Centrosom sich sehr frühzeitig teilt, d. h. wenn die Centriolen schon während der Aufquellung des Centrosoms an entgegengesetzte Enden gerückt sind. Zwei Fälle dieser Art, im Stadium etwas verschieden, sind in Fig. 38 und 39 (Taf. III) abgebildet. Die Uebereinstimmung mit Diaulula ist ganz frappant. Fig. 38 zeigt das Stadium der aus dem aufgequollenen Centrosom differenzierten Platte bei polarer Ansicht und entspricht ungefähr den typischen Stadien der Fig. 43 u. 44 (Taf. IV). Die Centriolen sind nicht nachweisbar, liegen aber ohne Zweifel in den beiden äußerst zarten Endverdichtungen, zwischen denen sich der mittlere Teil der Platte als ein faseriger Komplex erstreckt. Die Endanschwellungen zeigen sich bereits als neue Strahlencentren. Wie nun das normaler Weise entstehende biscuitförmige Doppelcentrosom sich zusammenzieht und verdichtet, so geschieht es auch in unserem abnormen Falle mit den an den Enden der Spindel sich ausbildenden Tochtercentrosomen, und so ist das Bild der Fig. 39 zu erklären, in dem nun auch die Centriolen und zwar in jedem Centrosom bereits zwei nachweisbar sind. Diese Zustände sind so eng mit dem normalen Verlauf verwandt und stimmen andererseits so sehr mit den Verhältnissen von Diaulula überein, daß sie die nahe Beziehung dieser beiden Typen aufs klarste illustrieren.

Die Differenzierung aus einem gewaltig angewachsenen Muttercentrosom, wie sie in diesen Fällen vorliegt und bei Diaulula sofort zu 2 völlig getrennten, bei Echinus normalerweise zu 2 hantelförmig verknüpften Tochtercentrosomen führt, vollzieht sich nun

1) Die eigentümliche Abplattung dieser Verdichtung hat offenbar nichts mit der Centrosomteilung zu thun, sondern steht wohl, wie die ganz entsprechende Abplattung im Ascaris-Ei, mit der Mechanik der Karyokinese in Zusammenhang.

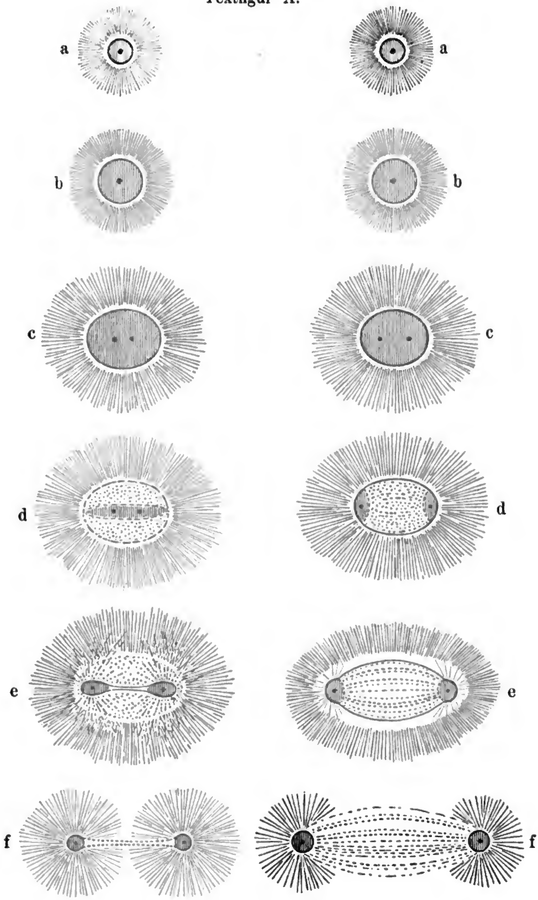
offenbar bei manchen Objekten bereits auf einem Stadium, wo das Centriol noch ungeteilt ist oder die Schwestercentriolen noch ganz dicht nebeneinander liegen, und führt so in dem noch deutlich begrenzten Centroplasma zur Bildung eines einfachen reduzierten Centrosoms, das sich dann erst teilt. Dieser Typus ist mir aus eigener Erfahrung nicht bekannt, und ich muß mich daher hier ausschließlich auf die Litteratur stützen, wobei meine Deutung der beschriebenen Befunde an manchen Punkten von derjenigen der Autoren etwas abweicht. Es liegen schon in der älteren Litteratur Angaben vor, die sich, wie mir scheint, auf einen derartigen Modus der Teilung beziehen. Ich nenne hiervon die wegen ihrer scheinbaren Isoliertheit und Komplikation bis in die neueste Zeit fast unbeachtet gebliebenen Verhältnisse, die Vejdovský (100) in seinen vorzüglichen Untersuchungen am Ei von Rhynchelmis konstatiert und neuerdings, gemeinsam mit Mrázek (101) in verschiedener Beziehung ergänzt hat. Auch bei der Forelle dürften nach den Angaben von Henneguy (58) wohl ähnliche Verhältnisse bestehen. Endlich rechne ich hierher den Teilungsmodus, den Griffin (48) im Ei der Gephyree Thalassema festgestellt hat. Da dieser Forscher die vollständigste Serie von Stadien gegeben hat, lege ich den folgenden Betrachtungen seine Darstellung zu Grunde. Griffin beurteilt den Fall allerdings etwas anders als ich, d. h. er legt auf die Eigentümlichkeiten, die ich gerade als die bedeutsamsten ansehe, kein besonderes Gewicht. Ich halte mich also hauptsächlich an seine Zeichnungen, von denen die wichtigsten auch in Wilson's meisterhaftem Handbuch (106) reproduziert sind. Bezüglich meiner Deutung verweise ich auf meine schematischen Figuren (Textfigur A, Reihe II, S. 102). Was Griffin als Centrosom bezeichnet, ist, wie er selbst bei Besprechung meiner Terminologie hervorhebt, das Centriol, seine Centrosphäre das Centrosom. Nach seinen Angaben nun wäre zunächst ein nacktes Centriol vorhanden, auf welches direkt die Radien konvergieren und welches sich erst allmählich mit einer nicht strahlig gebauten Kugel umgiebt. Es scheint mir kaum zweifelhaft, daß es sich hier um Verhältnisse handelt, wie ich sie im Seeigel-Ei gefunden habe, wo auch bei gewisser Konservierung das Centrosom selbst kurz nach der Teilung so äußerst unscheinbar ist, daß man wohl glauben könnte, das Centriol sei direkt das Strahlencentrum. Ich glaube also als sicher annehmen zu können, daß schon der in Griffin's Fig. 10 und 11 sichtbare „helle Hof“ das Centrosom repräsentiert, welches in Fig. 12 gewachsen und

Textfigur A.



III IV

Textfigur A.



in Fig. 13 zu einer sehr großen Kugel geworden ist, so daß die Verhältnisse bis hierher vollkommen denen im Ascaris-Ei entsprechen würden. In diesem großen Centrosom rückt nun (Griffin, S. 170) das sich verdoppelnde Centriol nach außen (Textfigur A, II c) und im Umkreise dieser beiden Körnchen differenziert sich ein kleiner, kugeliger Körper (Fig. A, II d), eine Erscheinung, deren Uebereinstimmung mit den Vorgängen bei Diaulula und Echinus (III d und IV d) ohne weiteres klar ist. Wie dort, bleibt das alte große Centrosom noch eine Zeit lang Strahlencentrum; bei der Teilung des reduzierten Muttercentrosoms (II e und f) bilden sich allmählich die neuen Sphären, zum Teil aus dem zerfallenden abgestoßenen Centroplasma [1]).

Dieser Fall, so eigenartig er zunächst vielleicht aussieht, führt doch wieder zurück auf den Ascaris-Typus (Fig. A, Reihe I). Der Unterschied ist nur der, daß sich bei Ascaris das Muttercentrosom allmählich verkleinert, d. h. den größten Teil seiner Substanz unmerkbar abgiebt, so daß er sofort in der Umgebung verschwinden kann, wogegen bei Thalassema diese Reduktion plötzlich geschieht, indem sich der Bereich, der übrig bleiben soll, zu einer Zeit abgrenzt, wo das ursprüngliche Centrosom als Strahlencentrum noch längere Zeit erhalten bleibt. Auf der anderen Seite ist auch der Anschluß an Echinus ein sehr enger, wie die Schemata der Fig. A, Reihe III) unmittelbar lehren [2]). Endlich bietet der Teilungstypus im Thalassema-Ei in der Art, wie sich die Tochtercentrosomen an der Peripherie des großen Muttercentrosoms differenzieren, eine gewisse Beziehung zu Diaulula (Fig. A, Reihe IV) dar. In beiden Fällen fassen die Tochtercentrosomen das abgestoßene Centroplasma zwischen sich, und es bildet sich unter ihrem Einfluß aus dieser Substanz ein zwischen beiden ausgespanntes, spindelförmiges Fasersystem, hinsichtlich dessen allerdings keine volle Vergleichbarkeit besteht, worauf ich unten nochmals zurückkomme.

---

1) Hiermit fast identische Verhältnisse sind in der soeben erschienenen schönen Arbeit von W. R. Coe (30) für das Ei der Nemertine Cerebratulus beschrieben. Auch hier finden sich die Centriolen, ehe sie auseinanderrücken, von einem kleinen kugeligen Körper umgeben, dem reduzierten Centrosom (Coe's Fig. 36), welches sich dann teilt (Fig. 38).

2) Nach gewissen Litteraturangaben wäre es sogar denkbar, daß es Seeigel-Eier giebt, bei denen das reduzierte Centrosom nicht direkt als Platte, sondern als eine central gelegene kleine Kugel entsteht.

Echinus umgekehrt, obgleich in der Hauptsache zwischen Thalassema und Diaulula einzureihen, zeigt wieder gewisse Anschlüsse an Ascaris, indem die Konzentration des hantelförmigen Doppelcentrosoms sich in der Längsachse des alten Centrosoms, nicht excentrisch vollzieht, so daß das abgestoßene Centroplasma gleichmäßig nach außen zu liegen kommt (vgl. Reihe I und III d).

Schon oben habe ich bemerkt, daß meiner Meinung nach unter den durch das Thalassema-Ei repräsentierten Typus auch des Rhynchelmis-Ei fällt; jedoch bestehen hier gewisse Modifikationen, auf die ich noch etwas näher eingehen will. Ich muß vorausschicken, daß es mir nicht für alle Abbildungen der großen Abhandlung VEJDOVSKÝ's (100) völlig klar ist, wie dieselben auf einander zu beziehen sind, und daß ich wieder manches von dem, was VEJDOVSKÝ und MRÁZEK (101) neuerdings beschrieben und abgebildet haben, mit den früheren Befunden nicht recht zu vereinigen weiß. Sicher aber scheint mir zu sein, daß wir es im Rhynchelmis-Ei mit einem riesig anwachsenden Centrosom [VEJDOVSKÝ's Periplast[1])] zu thun haben, in welchem sich um das (noch einfache?) central gelegene Centriol ein reduziertes Centrosom differenziert, welches alsbald zum Centrum eines neuen kleinen Radiensystems wird. VEJDOVSKÝ und MRÁZEK geben zwar an, daß sich die Strahlen direckt an das Centriol (von ihnen Centrosom genannt) ansetzen. Allein wenn man ihre Bemerkung berücksichtigt, daß wohl infolge der Strahlenbildung das früher kaum sichtbare Korn von jetzt an viel größer ist, dürfte die Annahme gerechtfertigt sein, daß dieses bedeutend größere Körnchen das Centriol + Hülle, d. h. ein Centrosom in meinem Sinne ist.

Das Eigentümliche an diesem Objekt nun ist dieses, daß das reduzierte Centrosom, schon vor seiner Teilung, in dem peripheren Centroplasma, von dem es umgeben wird, eine kleine Astrophäre hervorruft, während dieses Centroplasma selbst als ein deutlich begrenztes und in seiner weitaus größeren peripheren Ausdehnung nicht radiär strukturiertes Areal seinerseits noch das Centrum einer mächtigen Astrosphäre darstellt, so daß hier also zwei Sphären — VEJDOVSKÝ spricht ganz zutreffend von „endogener" Entstehung — in einander geschaltet sind. So abweichend die Bilder, die auf diese Weise zu Stande kommen, aussehen, so ist doch, genauer betrachtet, der Unterschied gegenüber den Ver-

1) Ob alles, was VEJDOVSKÝ Periplast nennt, dem Centrosom (Centroplasma) gleichzusetzen ist, möchte ich unentschieden lassen.

hältnissen im Ascaris-Ei gar kein so sehr großer. Denn auch hier ist ja das noch einfache verkleinerte Centrosom stets der Mittelpunkt der Radien, die sich ihm unmittelbar anfügen und die offenbar aus dem abgestoßenen Centroplasma gebildet sind. Die Differenz besteht nur darin, daß bei Ascaris die während der Reduktion sich differenzierenden neuen Radien einfach als die innere Fortsetzung der alten erscheinen, wogegen bei Rhynchelmis das periphere Centroplasma noch lange Zeit seine Selbständigkeit und seine Abgrenzung bewahrt und sich so seinerseits als ein Strahlencentrum darstellt.

Würde sich somit das Rhynchelmis-Ei sehr nahe den oben aufgestellten Typen anschließen, so ist nun noch ein Punkt zu erwähnen, der vielleicht eine Besonderheit darstellt. Schon in seiner ersten Abhandlung hat Vejdovský in einigen Fällen, so in Fig. 5 und 6 (Taf. VII), in dem einen der beiden vor kurzem gebildeten Tochtercentrosomen noch ein kleineres Körperchen abgebildet, das seinerseits eine kleine Astrosphäre um sich hat. Für ein Centriol wäre dieses Gebilde viel zu groß. Was aus ihm wird, darüber lehren die Abbildungen der folgenden Stadien nichts; in Fig. 3, 7 und 8 (Taf. VII) ist von dem Gebilde nichts zu sehen. So möchte man an Zufälligkeiten einiger Präparate denken, um so mehr als Vejdovský dieses Innenkörperchen nur immer in dem einen der beiden Schwestercentrosomen gefunden zu haben scheint; allein die neue Mitteilung enthält eine Abbildung, die etwas ganz Aehnliches darstellt. In dem noch ungeteilten reduzierten Centrosom der Fig. 5 sind abermals zwei winzige Astrosphären gezeichnet. Aber auch hier ist nicht ganz klar, was aus diesen Bildungen wird. Immerhin ist es denkbar, daß es sich um eine merkwürdige Anticipation handelt, der Art, daß sich in dem Centrosom, ehe es sich von seinem Schwestercentrosom abschnürt, also ehe es die ihm zufallende Rolle zu spielen beginnt, schon wieder als centrale Differenzierung ein neues reduziertes Centrosom ausbildet, dasjenige, welches später durch seine Teilung die Pole für die übernächste Mitose zu liefern hat. Ist diese Interpretation richtig, so wäre im Rhynchelmis-Ei ein besonderer und jedenfalls der am meisten spezialisierte Typus eines Cytocentren-Kreislaufes gegeben. Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls verdient hervorgehoben zu werden, daß Vejdovský schon 1887/88 einen sehr komplizierten und deshalb lange Zeit unverstanden und unbeachtet gebliebenen Modus der Centrosomenteilung im wesentlichen richtig beschrieben hat.

Sucht man aus dem Gesagten das allgemein Giltige der Centrosomenteilung zu abstrahieren, so wird sich etwa folgendes sagen lassen.

Die Centren für die Entstehung der beiden Tochtercentrosomen sind allem Anschein nach gegeben in den Centriolen, in der Weise, daß da, wo ein Tochtercentriol liegt, sich schließlich ein neues Centrosom bildet. Falls also ein Centrosom sich simultan in drei Stücke teilt zur Bildung einer dreipoligen Teilungsfigur, so wird man annehmen müssen, daß in dem Muttercentrosom drei Centriolen vorhanden waren. Ueber die dynamischen Beziehungen hierbei etwas auszusagen, ist natürlich unmöglich, besonders da wir bei der Kleinheit der Verhältnisse gar nicht wissen können, ob wir überhaupt das Wesentliche sehen. Es sei nur daran erinnert, daß man früher mit Unrecht die Zellkerne als Bildungscentren für die Tochterzellen betrachtete, weil sie eben das Einzige waren, was man als centrale Differenzierung der Zellen wahrnehmen konnte.

In manchen Zellen wird die zufällige, wenigstens in Rücksicht auf die alte Teilungsachse völlig variable Lagerung, welche die Tochtercentriolen bei ihrer Entstehung gewinnen, beibehalten, und so ist die hierdurch bestimmte Anfangsstellung der Tochtercentrosomen gleichfalls vollkommen variabel. Dies ist der Fall bei Ascaris. In anderen Zellen, so im Seeigel-Ei, werden die anfänglich ganz beliebig gestellten Tochtercentriolen in eine bestimmte Lage gebracht, ehe die Differenzierung in zwei neue Centrosomen beginnt, und so haben diese dann von Anfang an eine bestimmte Stellung in der Zelle.

Ich möchte auf Grund dieser Thatsachen die Rolle des Centriols im Centrosom mit derjenigen vergleichen, die das Centrosom seinerseits in der Zelle spielt. Die Durchschnürung der Zellsubstanz richtet sich nach der Stellung der Centrosomen, ist also direkt von ihr abhängig. Allein das Protoplasma hat unter Umständen die Fähigkeit, die Stellung der Centrosomen zu bestimmen, und seine Teilungsrichtung ist also indirekt doch durch seine eigene Konstitution bestimmt. Ein ähnliches Verhältnis scheint zwischen Centrosom und Centriol zu bestehen.

Was nun den verschiedenen Verlauf des Teilungsvorgangs anlangt, so ist dieser bedingt durch das Ineinandergreifen zweier Vorgänge. Erstens, das Muttercentrosom teilt sich unter dem Einfluß der beiden Tochtercentriolen in zwei Hälften; zweitens, dasselbe ist während seiner Thätigkeit unter Umständen riesig

angewachsen und kehrt wieder zu seiner ursprünglichen Größe zurück. Je nach dem verschiedenen Zusammentreffen dieser beiden Vorgänge und je nach der verschiedenen Raschheit, mit der sie verlaufen, treten die oben beschriebenen auffallenden Unterschiede auf, für die sich vorläufig folgende Regeln aufstellen lassen:

1) Tritt die Rückkehr des Centrosoms zu seinem kleinsten Volumen ein, so lange nur ein Centriol vorhanden ist oder die Schwestercentriolen dicht beisammen liegen, so entsteht ein einfaches, kugeliges, verkleinertes Centrosom — reduziertes Muttercentrosom (Ascaris, Thalassema, Fig. A, Reihe I und II d). Sind die Centriolen beim Eintritt dieses Reduktionsprozesses bereits weiter entfernt, so ist das reduzierte Muttercentrosom in dieser Richtung gestreckt und geht alsbald in ein hantelförmiges Doppelcentrosom über (Echinus, Fig. A, Reihe III d und e). Sind die Centriolen beim Eintritt des Reduktionsprozesses sehr weit von einander entfernt, so entstehen direkt 2 selbständige Tochtercentrosomen (Diaulula, Fig. A, Reihe IV d).

2) Tritt die Reduktion sehr langsam ein, so mischt sich das abgestoßene Centroplasma sofort mit der Umgebung und schließt sich wahrscheinlich den Radien der Astrosphäre an, so daß man das allmählich kleiner werdende Centrosom stets als Mittelpunkt einer unter Umständen bis an seine Oberfläche zu verfolgenden radiären Struktur antrifft (Ascaris, Fig. A, Reihe I d, e). Tritt die Differenzierung des reduzierten Muttercentrosoms dagegen plötzlich ein, so besteht neben dem, bezw. den beiden reduzierten Centrosomen das alte noch eine Zeit lang fort, und es tritt eine gewisse Konkurrenz zwischen beiden ein, indem das alte noch ein Radiencentrum darstellt, während allmählich das reduzierte Centrosom oder die beiden Tochtercentrosomen bereits als solche in Thätigkeit treten. So kommt es hier zu der merkwürdigen Durchkreuzung des alten und der neuen Systeme, wie sie besonders bei Echinus und Thalassema deutlich ist, bis schließlich mit dem Untergang des abgestoßenen Centroplasmas die alten Radien gleichfalls verschwinden.

3) In allen Fällen scheint das abgestoßene Centroplasma unter dem Einfluß des reduzierten Centrosoms oder der Tochtercentrosomen zu fädiger Differenzierung befähigt zu sein, welche in ihrer Anordnung verschieden ausfällt je nach der Lage des abgestoßenen Teiles zu dem reduzierten Muttercentrosom, bezw. den beiden Tochtercentrosomen. Hier läßt sich allgemein, wenn auch nicht völlig streng, sagen: es entstehen fädige Gebilde in der

Richtung der Kraftlinien, wie sie einander anziehenden Polen entsprechen[1]). Liegt also der abgestoßene Teil im Umkreis des noch einfachen reduzierten Centrosoms, so entsteht eine monocentrische Radiärstruktur (Ascaris, Rhynchelmis); bilden sich direkt zwei kleine Tochtercentrosomen, so gewinnt das abgestoßene Centroplasma eine dicentrische Faserstruktur (Echinus).

Bei der Mehrzahl der beschriebenen Typen kann man im strengen Sinne des Wortes von einer Teilung des Centrosoms reden, und wenn jemand sagen wollte, daß das „eigentlich Teilungsfähige" das Centriol sei, so wäre zu erwidern, daß, so gut die Zellteilung immer eine Teilung bleibt, wenn sie auch als abhängig von gewissen in ihr gelegenen Organen erkannt ist, ebenso auch die Verdoppelung der Centrosomen mit Fug und Recht als eine Zweiteilung bezeichnet wird[2]). Selbst bei dem durch Diaulula repräsentierten Typus wird gegen die Bezeichnung „Teilung" kaum eine Einwendung zu erheben sein.

Immerhin ist es bemerkenswert, daß der Teilungsvorgang an kleinen Centrosomen viel klarer ist als an jenen, die sich als mächtig angeschwollene Gebilde zur Teilung anschicken. Diese letzteren bereiten uns hierin eine ähnliche Enttäuschung, wie die großen, dotterreichen Eizellen, mit denen sie überhaupt eine gewisse Uebereinstimmung darbieten. Wie wir bei diesen mit Nährstoffen überladenen Eiern von einer partiellen Furchung sprechen, so dürfte auch für manche Centrosomen der Ausdruck: partielle Teilung nicht unangebracht sein. Denn ganz ähnlich, wie die große, dotterreiche Eizelle bei Beginn der Entwickelung die Dottermassen plötzlich oder mehr allmählich eliminiert, so stoßen auch die großen Centrosomen bei ihrer Teilung den größten Teil ihrer Substanz ab. Es macht den Eindruck, als wenn von dem Plasma der so stark aufgequollenen Centrosomen nur ein kleiner Teil „aktive" Substanz repräsentiere, eben derjenige, der sich um die beiden Centriolen zusammenzieht und abgrenzt und dadurch die Teilung bewirkt. So legt gerade diese Vergleichung den Gedanken nahe, daß das riesige Wachstum der Centrosomen auf der

1) Warum der Vergleich der karyokinetischen Strahlungen mit den magnetischen Kraftlinien nur ein ganz oberflächlicher ist, habe ich schon 1888 (13, S. 183) an den Erscheinungen bei den mehrpoligen Figuren dargelegt.

2) Im übrigen können wir nicht wissen, ob nicht auch in den Centriolen noch kleinere Centralgebilde vorhanden sind.

Einlagerung einer mehr passiven Füllmasse, eines Centrodeutoplasma. wenn ich so sagen darf, beruht, aus dem sich vor oder bei der Teilung das Centroprotoplasma absondert.

Ich möchte an dieser Stelle die große Uebereinstimmung hervorheben, in welcher die vorgetragene Auffassung mit derjenigen steht, die R. Hertwig in seiner Abhandlung über die Fortpflanzungsverhältnisse von Actinosphaerium (65) ausgesprochen hat, eine Uebereinstimmung, die mir um so wichtiger zu sein scheint, als die Objekte, aus denen sich unsere Ergebnisse ableiten, sehr verschiedene sind. Die Erfahrungen R. Hertwig's beziehen sich vor allem auf Protozoen, speciell Actinosphaerium, sodann auf jene merkwürdigen Veränderungen, zu denen der Eikern im unbefruchteten Seeigel-Ei durch gewisse Reize angeregt werden kann. Wie die Anschauungen, die R. Hertwig in seiner letzten Arbeit über die Centrosomen geäußert hat, sich sehr eng an meine früher mitgeteilte Auffassung anschließen, so bestätigen hinwiederum meine neueren Erfahrungen viele seiner zuletzt entwickelten Vorstellungen. Besonders nahe begegnen wir uns in der Betonung des rhythmischen Größenwechsels der Centrosomen, wobei R. Hertwig zu dem gleichen Ergebnis einer auf der Höhe der Entfaltung eintretenden Reduktion kommt, die ich bei gewissen Typen realisiert finde. Der für Actinosphaerium aufgestellte Satz (S. 75): „Aus alledem geht hervor, daß sich das Centrosom nicht auf dem Zustande seiner größten Massenentwickelung teilt, sondern im reduzierten Zustande“, könnte ebenso gut für das Ascaris- oder für das Seeigel-Ei gesagt sein. Allerdings besteht hierbei insofern ein Unterschied, als nach R. Hertwig bei dieser Reduktion nur 2 Centriolen übrig bleiben sollen, die durch Wachstum die neuen Centrosomen liefern, während nach meinen Untersuchungen um jedes Centriol ein Teil des Centroplasmas bestehen bleibt, der die Anlage des neuen Centrosoms darstellt. Daß dies für die oben beschriebenen Objekte, besonders für die Ascaris-Spermatocyten, die Ovocyten von Diaulula und die Echinus-Eier so ist, scheint mir nicht anfechtbar zu sein. Hieraus abzuleiten, daß es überall so sein müsse, dazu berechtigen uns unsere Kenntnisse über die Funktionen der einzelnen Teile nicht. Doch darf bemerkt werden, daß das kleine Korn oder die beiden Körner, die R. Hertwig als Centriolen bezeichnet, sehr wohl reduzierte Centrosomen in meinem Sinne, d. h. Centriolen mit sehr dichter

Centroplasmahülle sein könnten, wofür auch, wenn wir von den Metazoen auf die Protozoen bis in so feine Details schließen dürfen, ihre nicht unbeträchtliche Größe sprechen würde.

Ganz ebenso halte ich es für möglich, daß bei der Centrosomenteilung, die Van der Stricht (99) für die Ovocyten von Thysanozoon beschrieben hat, die in Fig. 42 (Pl. XIX) abgebildeten Schwestercentren nicht die Centriolen, wie sie z. B. in Fig. 36 (Pl. XVIII) vorliegen, sind, sondern Centrosomen in meinem Sinne. Sie sind beträchtlich größer als die früheren Centriolen und zeigen auch einen anderen Habitus [1]). Wie nahe an die Grenze des Entscheidbaren diese Verhältnisse gehen können, wurde oben für die Blastomeren des Ascaris-Eies gezeigt; ohne Zweifel verhalten sich andere Objekte ganz ähnlich. Unter diesen Umständen scheint mir für manche der beschriebenen Fälle eine erneute Untersuchung von den im Vorstehenden aufgestellten Gesichtspunkten aus dringend notwendig zu sein.

Ich habe früher (13, S. 114) für die Chromosomen auseinandergesetzt, daß wir unterscheiden müssen zwischen Teilung (Verdoppelung) und Trennung, d. h. zwischen der im Mutterelement eingetretenen Sonderung in 2 Tochterelemente und einer so völligen Lösung des Zusammenhanges zwischen beiden, daß sie, wenn frei beweglich, in ganzer Länge auseinanderfallen würden. Ich habe damals dargelegt, daß, mag die Verdoppelung auch noch so lange vor der Bildung der Teilungsfigur vollzogen sein, die Trennung nicht früher als in der fertigen Spindel [2]) erfolgen darf, soll der Zweck der Karyokinese, die richtige Verteilung der Schwesterchromosomen, bewirkt werden.

Es scheint mir nun nötig zu sein, auch für die Centrosomen eine solche Unterscheidung zu machen, wenn auch in etwas anderer Art. Hier ist nicht die Unterscheidung eines Teilungsstadiums mit noch bestehender Verbindung und eines solchen mit gelöster von Wichtigkeit [3]), sondern es handelt sich um die

1) Die Bilder, die Van der Stricht von den Cytocentren und Sphären der II. Richtungsspindel giebt, sind so variabel, daß sie für Schlüsse über die Struktur dieser Bildungen nicht in Betracht kommen können.

2) d. i. nachdem die Chromosomen von beiden Seiten her mit Spindelfasern besetzt sind.

3) Im Falle von Diaulula sind die Schwestercentrosomen noch fast bis zu ihrer eigenen Teilung durch die bei ihrer Bildung entstandene Centralspindel verknüpft.

Unterscheidung zwischen jenem Stadium, wo die beiden Schwestercentrosomen zwar gebildet, aber noch so dicht verbunden und benachbart sind, daß sie der Sphäre gegenüber einen einheitlichen Mittelpunkt repräsentieren (Fig. 92, Taf. VII), und dem Stadium, wo sie beginnen, sich voneinander zu entfernen und eine dicentrische Strahlenanordnung zu bedingen oder wenigstens zu ermöglichen (Fig. 94—97). Ich möchte diese beiden Vorgänge als den der Verdoppelung und den der Separation unterscheiden. In manchen Fällen, so bei Diaulula und Echinus, wo sich die Tochtercentrosomen gleich in beträchtlicher Entfernung von einander differenzieren, sind Verdoppelung und Separation vereint. Ihre Unterscheidung ist dagegen von Bedeutung bei Centrosomen, die bei ihrer Teilung sehr klein sind, und speciell in Fällen mit langer Zellenruhe, indem hier die Verdoppelung meist schon unmittelbar nach Entstehung der Zelle, die Separation aber erst als Einleitung zur nächsten Zellteilung einzutreten scheint. Das erstere Stadium möchte ich, um das noch Einheitliche des Gebildes auszudrücken, als das des Doppelcentrosoms bezeichnen und von zwei Centrosomen erst dann sprechen, wenn die Separation begonnen hat. Eine scharfe Grenze zwischen den beiden Etappen besteht natürlich nicht.

Wie für die Chromosomen [1]), so kann es auch für die Centrosomen keinem Zweifel unterliegen, daß die Verdoppelung eine selbständige Lebensäußerung ist und nicht von außen, etwa durch einen von entgegengesetzten Seiten thätigen Zug bewirkt wird [2]). Des weiteren aber scheint mir Grund zu der Annahme vorhanden zu sein, daß auch die erste Separation in den meisten, wenn nicht in allen Fällen eine Funktion der Centrosomen selbst ist. Wir kennen jetzt für mehrere Fälle die Erscheinung, daß ein gewisser Bereich des Muttercentrosoms zu einem Stiel oder einer Centralspindel auswächst. Diese Bildungen dürften die gleiche Funktion besitzen, die wir von den ganz ähnlichen Verbindungsstielen der Infusorienkerne kennen, daß sie die Schwestergebilde bis auf eine gewisse Entfernung auseinandertreiben. Wodurch die weitere Auseinanderbewegung bewirkt wird, hat uns hier nicht zu beschäftigen.

Nur ganz kurz mag hier die Frage berührt werden, ob sich ein Centrosoma in gewissen Fällen in verschieden-

1) Vgl. Boveri, 13, S. 113.
2) Näheres hierüber in Kapitel V.

wertige Hälften teilt. Die Vermutung liegt nahe, daß da, wo 2 Schwesterzellen in ihren Qualitäten, vor allem aber in ihrer Größe verschieden sind, eine Verschiedenheit der Centrosomen das Bedingende sein könnte. Halten wir uns in dieser Frage an das, was zu sehen ist, so ist mir weder aus eigener Erfahrung, noch aus der Litteratur ein Fall bekannt, wo, etwa bei den Ovocytenteilungen oder bei der Entstehung von Mikromeren, die Schwestercentrosomen bei ihrer Entstehung sich verschieden dargestellt hätten. Auch bei der ersten Teilung des Ascaris-Eies, das, wie schon HALLEZ (51) erkannt hat, in 2 an Größe und Qualität verschiedene Tochterzellen zerfällt, sind die Centrosomen, die für die beiden Blastomeren bestimmt sind, nicht zu unterscheiden. Allerdings sind Fälle beschrieben worden, wo bei inäqualer Zellteilung die beiden Cytocentren in späteren Stadien verschieden aussehen. Allein hier ist die Annahme einer differentiellen Teilung nicht im mindesten mehr berechtigt, als die einer nachträglichen verschiedenen Einwirkung der protoplasmatischen Umgebung. — Gewisse Experimente von DRIESCH [1]) über Veränderung des Furchungstypus, wenn auch nicht zur Prüfung dieser Frage unternommen, sprechen im gleichen Sinne. Es scheint mir aus denselben unweigerlich hervorzugehen, daß die Mikromerenbildung des Seeigel-Eies, also eine sehr ausgeprägte inäquale Zellteilung, lediglich in Verhältnissen des Protoplasmas, nicht aber in einer differentiellen Centrosomenteilung ihren Grund hat. Ob eine solche überhaupt vorkommt, dies festzustellen bleibt weiteren Forschungen vorbehalten.

Endlich sei hier noch die Behauptung M. HEIDENHAIN's besprochen, daß die Centralkörper sich durch Knospung vermehren. Daß diese Behauptung, mag sie sich nun auf Centrosomen oder Centriolen beziehen, in der Allgemeinheit, in der sie von ihrem Autor aufgestellt wird (55, S. 255), keiner Widerlegung bedarf, ist klar. Es fragt sich nur, ob sie überhaupt für irgend einen Fall Giltigkeit beanspruchen kann. Die Objekte, für welche HEIDENHAIN diese Art der Vermehrung beschreibt, sind gewisse Säugetierzellen, speciell die Lymphocyten vom Kaninchen-Knochenmark. Zunächst ist zu erwähnen, daß die Abbildungen, die HEIDENHAIN

1) Vgl. dessen soeben erschienene zusammenfassende Darstellung in den Ergebnissen der Anatomie und Entwickelungsgeschichte (34).

von den fraglichen Zellen giebt, für eine Vermehrung (Fortpflanzung) der dargestellten Körperchen, welcher Art dieselbe auch sein möge, überhaupt nichts beweisen. Ein Vorgang, wie Teilung oder Knospung, kann entweder durch Beobachtung im Leben nachgewiesen werden, oder dadurch, daß von konservierten Objekten eine Serie von Zuständen gegeben werden kann, von denen einer aus dem anderen sich ableiten läßt und deren richtige Aneinanderfügung durch andere damit parallel gehende Prozesse, deren Verlauf bereits klargestellt ist, garantiert wird. Wenn also z. B. in den Centrosomen des Seeigel-Eies in manchen Fällen ein kugeliges Centriol, in anderen ein gestrecktes, in wieder anderen zwei gefunden werden, und wenn diese verschiedenen Befunde der Art mit den im Leben zu verfolgenden Teilungsphasen zusammenfallen, daß das einfache Centriol immer auf den früheren, das doppelte auf späteren Stadien, das gestreckte auf mittleren zur Beobachtung kommt, so ist damit die Teilung bewiesen.

Betrachtet man nun die fraglichen Gebilde der Leukocyten, wie sie HEIDENHAIN in 55, S. 244 wieder reproduziert hat, so wird man aus diesen Bildern den Beweis einer Vermehrung und speciell einer Vermehrung durch Knospung nicht entnehmen können. Vor allem muß es fraglich erscheinen, ob die verschiedenen Körperchen, die sich neben einander finden, überhaupt Gebilde von gleicher Wertigkeit sind. Den meisten Bildern nämlich ist gemeinsam, daß zwei intensiv schwarze Kügelchen vorliegen, die durch eine einseitig vorspringende, öfter geknickte, schwächer färbbare Brücke verbunden sind. Oft ist die Mitte dieser Brücke verdickt, und die Eigenschaften der Eisenhämatoxylinfärbung machen es sehr wahrscheinlich, daß bei stärkerer Entfärbung nur dieser verdickte mittlere Bereich die Farbe bewahrt, während die Seitenteile schon farblos sind. So würde dann das Bild eines dritten Körperchens entstehen, wie es in vielen Figuren zu sehen ist. Die Bilder HEIDENHAIN's erinnern sehr entschieden an gewisse Fälle, die ich von dem sich teilenden Centrosom der Ascaris-Blastomeren oben beschrieben habe (Fig. 97a), wo auch in der Mitte des Verbindungsstieles einseitig vorspringend ein kleines Körperchen sichtbar ist, von welchem es hier nicht zweifelhaft ist, daß niemals ein Centrosom daraus wird. Auch KOSTANECKI und SIEDLECKI (73) bilden an dem Doppelcentrosom von Salamandra-Leukocyten ein kleines Körperchen ab, das dem bei Ascaris zu beobachtenden wohl entsprechen könnte.

Wenn HEIDENHAIN für drei seiner Bilder in der Figuren-

erklärung sagt, daß hier das kleinste Centralkörperchen als soeben neu entstanden zu denken sei, so scheint mir durch diese Ausdrucksweise das Gewicht, welches den fraglichen Bildern für die Behauptung einer Knospung zukommt, ziemlich richtig gekennzeichnet zu sein. Zu alledem bedenke man noch, daß die Figuren in nahezu 5000-facher Vergrößerung gezeichnet sind.

Danach scheint es mir zwar wohl möglich zu sein, daß bei den Leukocyten des Kaninchens ein solcher Prozeß, wie Heidenhain ihn sich denkt, vorkommt; und ich werde unten einen Versuch machen, zu zeigen, wie eine derartige Vermehrung sich mit der typischen ohne Zwang in Einklang bringen ließe. Aber der Beweis für ihr Vorkommen steht noch aus. Jedenfalls darf jetzt schon behauptet werden, daß auch, wenn dieser Beweis geliefert wäre, dieser Fall eine Ausnahme vorstellen würde, die um so weniger als Paradigma dienen kann, als niemand anzugeben vermag, was aus einem solchen Leukocyten weiterhin wird, ob er sich überhaupt noch teilt, ob er zur Bildung einer normalen zweipoligen Teilungsfigur befähigt ist oder ob er unter Bildung mehrpoliger Mitosen zu einer Riesenzelle entartet.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, was ich hinzuzufügen nicht unterlassen will, daß die konstatierte Unsicherheit in der Natur des untersuchten Objektes ihren Grund hat, nicht in der Untersuchung; und ich erkenne das, was Heidenhain an den Leukocyten an Beobachtung geleistet hat, jetzt wie früher rückhaltlos an.

Kapitel III.

Das Verhältnis von Centrosom und Centriol zur Sphäre.

Diese Beziehungen sollen hier nur so weit betrachtet werden, als sie mit den vorstehend behandelten Eigenschaften der Centrosomen in Zusammenhang stehen. Alle diejenigen Beziehungen, welche die Natur der Sphären betreffen, haben uns hier nicht zu beschäftigen. Doch ist es notwendig, einige Bemerkungen über die Sphären selbst vorauszuschicken, insofern nämlich für unsere Probleme eine richtige Fragestellung hiervon abhängt.

Für Van Beneden (5) war bekanntlich das corpuscule central nur einfach das Insertionsorgan für die Radien der sphère attractive,

die als ein dauerndes Zellenorgan jenes Körperchen als dauerndes Centralgebilde enthalten sollte. Demgegenüber habe ich, trotz großer Uebereinstimmung mit Van Beneden hinsichtlich der Beziehung zwischen Centrosom und Sphäre während des karyokinetischen Prozesses, von Anfang an als dauerndes Organ nur das Centrosoma betrachtet, die Sphäre dagegen als eine Bildung, welche durch die Einwirkung des Centrosoms auf die Zellsubstanz hervorgebracht wird, wie am besten das Sperma-Centrosoma lehrt, welches als ein ganz nacktes Körperchen sich seine Astrosphäre aus protoplasmatischen Bestandteilen einer anderen Zelle erzeugt. Aber auch viele Fälle von Centrosomenteilung, bei denen die specifische Substanz der alten Sphäre im Umkreis des sich teilenden Centrosoms erhalten bleibt, belehren uns darüber, daß die neuen Centren ihre Strahlensysteme als etwas der Struktur nach Neues, oft sogar in direktem Widerstreit mit der noch fortbestehenden monocentrischen Strahlung erregen[1]).

Die im Anschluß an die freilich nur angedeutete Auffassung Van Beneden's, von Rabl, Heidenhain, Kostanecki u. a. geäußerten Vorstellungen, wonach dauernde Radiensysteme bei der Teilung der Centrosomen in zwei Hälften zerlegt werden und sich in den Tochterzellen, etwa durch Radienspaltung, wieder ergänzen sollen, konnten bisher nicht für einen einzigen Fall auch nur im geringsten wahrscheinlich gemacht werden.

Die Radiensysteme um jedes neugebildete Centrosom entstehen neu; und damit erheben sich in Bezug auf die Struktur und Teilung der Centrosomen die folgenden Fragen:

1) Von welchem Teile des Centrosoms hängt die Sphärenbildung und überhaupt die ganze Beziehung zur Sphäre ab?

---

1) Auf die Frage nach der Substanz der Sphären gehe ich hier nicht näher ein. Daß das Plasma der Sphären des Ascaris-Eies und vieler anderer Zellen sich von dem übrigen Protoplasma dieser Zellen unterscheidet, kann sowohl nach meinen früheren Erfahrungen, als auch nach Färbungsversuchen an Schnitten, die ich seither gemacht habe, keinem Zweifel unterliegen. Ob es sich dabei, wie ich früher annehmen zu müssen glaubte, um einen besonderen dauernd unterscheidbaren Protoplasmabestandteil handelt, der, für gewöhnlich überall verteilt, sich um die Centrosomen ganz oder teilweise zusammenzieht und zu radiären Zügen anordnet, oder um eine Umwandlung des gewöhnlichen Plasmas unter dem Einfluß jener Centren, lasse ich unentschieden. Unter allen Umständen findet eine Ansammlung dichterer Zellsubstanz um die Centrosomen und Zurückdrängung von Zwischensubstanz statt.

2) Steht die Teilung des Centrosoms mit der Sphärenbildung in einem gewissen Verhältnis?

Die erste Frage läßt sich genauer so formulieren: ist es das *Centroplasma oder das Centriol, welches die Strahlung erregt und, sie beeinflussend oder von ihr beeinflußt, als ihr „Centrum" in irgend einem Sinne anzusehen ist?*

Hier habe ich vor allem zu betonen, daß die Sphärenstrahlen in allen von mir untersuchten Objekten nicht bis an das Centriol herangehen, oder mit anderen Worten, daß das Gebilde, welches ich mit Van Beneden Centralkörperchen oder Centrosoma nenne, keinen strahligen Bau besitzt. Dies ist sogar vorläufig eines der obersten Charakteristiken des als Centrosoma zu bezeichnenden Gebildes, womit nicht in Widerspruch steht, daß das abgestoßene Centroplasma sich metamorphosieren und zum Aufbau neuer Sphärenstrahlen Verwendung finden kann.

Wenn also das Centriol „Radiencentrum" sein soll, so kann es dies von vornherein nicht im Sinne eines *Insertionsorgans* sein, als welches allein das Centrosom in Betracht kommt, sondern lediglich in der Bedeutung, daß es, ähnlich wie ein Magnetpol Eisenfeile, gewisse Protoplasmateilchen in radiäre Bahnen ordnet, eine Wirkung, die es entfalten würde durch eine nicht strahlig beeinflußbare Substanz (Centroplasma) hindurch, ähnlich einem in Papier gewickelten Magnet.

Diese Annahme wäre unter Zuhilfenahme einiger Hilfsannahmen für die meisten Objekte wohl zulässig, indem da, wo das Centrosom kugelig ist und das Centriol in dessen Mittelpunkt liegt, die Radien ebenso wohl auf das Centriol als auf das Centrosom centriert sind. Dagegen scheinen mir die Erfahrungen, die ich am Seeigel-Ei gemacht habe, die Annahme, daß die Centriolen die Strahlung erregen, nicht zu gestatten. Ich verweise dazu auf Fig. 46, 47, 49 (Taf. IV). Die Centriolen sind bei der Centrosomenteilung wie später winzig kleine, annähernd kugelige Körperchen, die Radien der neuen Systeme müßten also, wenn in diesem Körnchen ihr Centrum gegeben wäre, auf *einen* Punkt zusammenlaufen. Das ist jedoch, wie besonders einzelne Seitenansichten (Fig. 49) erkennen lassen, nicht der Fall. Die Radien sind zwar in ihrem Verlauf nicht gleichmäßig auf die ganze Centroplasmascheibe verteilt, sondern konvergieren deutlich auf zwei Stellen, in denen nach den Bildern der anderen Serie die Centriolen liegen. Allein wenn man nun alle Strahlen in diese Anlagen der Tochtercentro-

somen verlängert, so ergiebt sich, daß sie nicht in dem Centriol zusammentreffen können.

Neben diesem Argument giebt es dann noch eine ganze Reihe anderer, welche eine direkte Beziehung des Centriols zur Sphäre ebenso unwahrscheinlich machen, wie sie andererseits übereinstimmend auf das Centrosom als deren Centralorgan hinweisen.

Ich führe davon vor allem die auffallende Beziehung an, die zwischen dem Wachstum des Centrosoms und der Veränderung der Sphäre (Wachstum, Veränderung in der Beschaffenheit der Radien etc.) besteht (vergl. besonders die Abbildungen von Ascaris-Eiern, Fig. 81—87, Taf. VI), während zwischen Centriol und Sphäre eine solche Beziehung nicht nachweisbar ist.

Eine zweite wichtige Thatsache ist die, daß sich die Gestalt der Sphäre mit der Form des Centrosoms ändert. Sehr klar ist dies zu sehen beim Uebergang des Diaulula-Centrosoms zur Spindel, wie schon Mac Farland betont und dahin zusammengefaßt hat, daß „als Centrum der ‚organischen Radien‘ nicht das Centralkorn, sondern das ganze Centrosom angesehen werden muß“. Ein ganz entsprechender Zusammenhang zwischen Centrosom und Sphäre tritt uns bei der vorübergehenden Abplattung des Centrosoms entgegen, wie sie besonders im Ascaris-Ei vorkommt und mit einer ganz entsprechenden Umformung und Differenzierung der Sphäre parallel geht. Die Centriolen, auf diesem Stadium meist schon in der Zweizahl vorhanden, stehen zu dieser Umformung der Sphäre in gar keiner Beziehung, wie am besten daraus hervorgeht, daß die Abplattung von Centrosom und Sphäre sich in der Richtung der alten Teilungsachse vollzieht, während die Verbindungslinie der Centriolen jeden beliebigen Winkel dazu bilden kann (Fig. 103, Taf. VIII).

Die gleiche Erscheinung, nur wieder in anderer Form, zeigt sich an den eigentümlichen, lang-stiftförmigen Centrosomen, wie sie im Seeigel-Ei und dessen Tochterzellen zur Beobachtung kommen und kaum als Abnormität aufgefaßt werden dürfen. Ich habe einen solchen Fall in Fig. 53 (Taf. IV) abgebildet. Auch hier richtet sich der Verlauf der Radien nach der Form des Centrosoms.

Es ist bei Beurteilung dieser Erscheinungen gleichgiltig, ob man die betrachteten Umformungen der Sphäre als durch Veränderung des Centrosoms bedingt ansieht, oder ob man die meines Erachtens unwahrscheinlichere Ansicht vertritt, daß die Sphären

durch eine in ihnen selbst gelegene Ursache, oder von ihrer Umgebung aus bestimmt, ihre Form verändern und die Centrosomen entsprechend umgestalten; in keinem Falle sehen wir etwas, was auf eine Einwirkung oder Beeinflussung der Centriolen deuten könnte.

Auf Grund dieser Thatsachen glaube ich für die mir bekannten Objekte den Satz aufstellen zu können, daß das Centriol weder als Insertionspunkt der Radien, noch als Erregungscentrum für dieselben angesehen werden kann. Die ganze Beziehung zur Sphäre liegt dem Centrosom ob; das Centriol dagegen hat in diesem die Funktion eines Central- und Teilungsorgans.

Ob andere Erfahrungen dazu nötigen werden, diesen Satz zu modifizieren oder umzustoßen, wird die Zukunft zeigen. Schon jetzt liegen ja Angaben vor, wonach die Sphärenstrahlen entweder dauernd oder wenigstens zu gewissen Zeiten direkt bis an Körperchen herantreten sollen, von denen nach ihrer Größe, nach dem Zeitpunkte ihrer Teilung und anderen Merkmalen kaum ein Zweifel sein kann, daß sie Centriolen sind. So ist es nach Lillie (77) bei Unio, nach Mead (80) bei Chaetopterus. Nachdem jedoch für Ascaris und Echinus ganz entsprechende Annahmen mit Unrecht gemacht worden sind, scheint mir auch für die genannten Objekte eine Nachprüfung notwendig zu sein. Bevor eine solche vorliegt, sei es gestattet, einige Möglichkeiten namhaft zu machen, wie die in Rede stehenden Angaben von meinem Standpunkte aus erklärt werden können. Die Verhältnisse im Ei von Ascaris und Echinus legen vor allem die Vermutung nahe, daß es sich in manchen der hierher gehörigen Fälle um nichts anderes als eine optische Täuschung handelt, die dadurch zustande kommt, daß sich in den betreffenden Präparaten das wahrscheinlich körnige oder schaumige Centroplasma gegenüber den Sphärenstrahlen nur sehr undeutlich abgrenzt, und daß das Auge sich aus den Granulationen des Centroplasmas unwillkürlich Züge zusammensetzt, die in der Verlängerung der peripheren Radien liegen und also eine Fortsetzung derselben bis an das Centriol vortäuschen. Schon E. Fürst (46) hat auf diese Möglichkeit den Angaben von Kostanecki und Siedlecki gegenüber hingewiesen und hierbei folgenden Versuch empfohlen (S. 109): „Man mache auf ein Blatt Papier einen schwarzen Punkt, umgebe diesen mit Bleistift mit einem kreisförmigen Hof einer zarten, ganz gleich-

mäßigen Körnelung und füge daran nach außen, ohne scharfe Abgrenzung, körnige Radien, die auf den schwarzen Punkt centriert sind. Betrachtet man dieses Bild, so glaubt man auch in dem centralen Hof eine Radialstruktur mit großer Deutlichkeit zu erkennen; bedeckt man die Radien wieder durch ein Stück Papier mit kreisförmiger Oeffnung, welche gerade den centralen Hof freiläßt, so ist man überrascht, daß dieser Eindruck wieder völlig verschwindet. Der Versuch zeigt also, wie leicht der Eindruck einer radiären Struktur entstehen kann, ohne daß dieselbe an der betreffenden Stelle wirklich vorhanden ist."

Eine zweite Möglichkeit, die unter Umständen zu Täuschungen führen könnte, ergiebt sich aus den Erfahrungen A. Fischer's (38) über die künstliche Erzeugung von Strahlungen in Eiweißkörpern. Es ist nicht undenkbar, daß im Centroplasma mancher Zellen Bedingungen vorliegen, die denen in einer toten Hollundermarkzelle, die mit Eiweiß imprägniert ist, ähnlich sind, und daß sich also bei der Einwirkung von Reagentien, um das Centriol als dichteren Körper, künstliche Strahlungen ausbilden könnten. Vielleicht ließen sich auf diese Weise manche Widersprüche der Litteratur erklären. Die allgemeine Meinung ist ja die, daß, wenn bei zwei identischen Objekten an dem einen nach der Konservierung radiäre Struktur sich findet, am anderen nicht, der erstere Zustand als dem Leben entsprechend anzusehen sei. Vielleicht ist es viel richtiger, das Gegenteil anzunehmen. Wenigstens ist nicht einzusehen, warum in einer vorzüglich konservierten Radienkugel plötzlich von einer bestimmten Zone an nach innen die Radien verdorben sein sollten. Viel eher scheint es mir auf Grund der Experimente Fischer's möglich zu sein, daß ein homogenes Areal bei der Konservierung radiäre Struktur annimmt.

Endlich ist es mit meiner Auffassung nicht unverträglich, daß in Centrosomen eine Radiärstruktur im Leben wirklich vorhanden ist; nur müßte dieselbe von der der Sphäre wesentlich verschieden sein. Um dies näher zu erklären, knüpfe ich an die Verhältnisse des sich teilenden Centrosoms in den Ovocyten von Diaulula an. Dort wird, wie Mac Farland gezeigt hat, eine mittlere Zone des in einer Dimension sehr stark wachsenden Muttercentrosoms zur Centralspindel, während die Enden sich zu den beiden Tochtercentrosomen individualisieren. Der zur Centralspindel auswachsende Teil stellt zunächst mit den Tochtercentrosomen ein Ganzes dar, beide gehen ohne scharfe Grenze in einander über; nach außen ist der ganze Komplex aufs schärfste abgegrenzt.

In dem spindelförmigen Körper entwickelt sich nun allmählich eine Faserung, die man zunächst geneigt sein möchte, mit den Radiensystemen der Sphären in eine Rubrik zu stellen, die aber gegenüber diesen Strahlen, welche die Centrosomen im Protoplasma erregen, folgende wichtige Unterschiede aufweist. Vor allem besteht sie nicht aus selbständigen, gestreckt verlaufenden Fädchen, sondern sie zeigt sich zusammengesetzt aus anastomosierenden Bälkchen; sie ist ein Netzwerk, vielleicht ein Schwammwerk, dessen Hauptzüge einen der Spindelachse parallelen Verlauf nehmen. Schon dieser Umstand spricht dagegen, daß diese Faserung von den sich differenzierenden Tochtercentrosomen nach Art von Sphärenstrahlen hervorgerufen wird; vielmehr dürfte die nächstliegende Deutung die sein, daß bei dem Wachstum des Gebildes eine Scheidung in einen dichteren und einen weniger dichten Bestandteil stattfindet, und daß der dichtere sich in der Streckungsrichtung des spindelförmigen Körpers mitstreckt. Ein wichtigeres Argument im gleichen Sinne ist dieses, daß die Faserung der Centralspindel sich ausbildet, lange bevor die Tochtercentrosomen zur Sphärenbildung befähigt sind (vgl. die Figuren auf Taf. II). Endlich zeigt der faserige Körper seine Gegensätzlichkeit zur Sphäre aufs klarste darin, daß die Radien der alten Sphäre stets auf die wachsende Spindelfigur als Ganzes centriert sind, daß diese also das Sphärencentrum repräsentiert.

Dieser Fall beweist, daß in einem Centrosom eine faserige Struktur auftreten kann, welche von der Fadenstruktur der Sphären ihrer Entstehung nach prinzipiell verschieden ist. Es wäre nun sehr wohl denkbar, daß auch in einem kugeligen Centrosom bei seinem Heranwachsen zu einer immer größeren Kugel eine ähnliche Differenzierung in eine dichtere und eine weniger dichte Substanz stattfinden und daß in diesem Falle nun, bei dem allseitigen konzentrischen Wachstum, eine radiäre Streckung der dichteren Teile eintreten könnte. Diese Radiärstruktur des Centrosoms würde in die Verlängerung der Sphärenstrahlen zu liegen kommen, und so würde die Sphäre sich scheinbar bis an das Centriol erstrecken. Scheinbar; denn die Radiärstruktur des Centrosoms und die radiäre fädige Anordnung protoplasmatischer Bestandteile um dasselbe würden nicht viel mehr mit einander zu schaffen haben als die in einem befruchteten Ei von dem im Mittelpunkt angelangten Spermocentrum bis zur Eioberfläche sich erstreckende Strahlensonne mit der Radiärstruktur der das Ei umgebenden Zona pellucida.

Ob diese Erklärungsweise für manche Fälle zutrifft, werden weitere Untersuchungen festzustellen haben. Doch kann schon jetzt bemerkt werden, daß manche Bilder, welche in einem Bereich, der offenbar dem Centrosom entspricht, Radiärstruktur aufweisen, einen auffallenden Gegensatz derselben in ihrer Beschaffenheit gegenüber den Sphärenstrahlen darbieten. Es sei hierfür nur auf Fig. 7 F bei Lillie (77) hingewiesen.

Wir kommen nun zu unserer zweiten Frage: ob die Teilung des Centrosoms mit der Sphärenbildung in irgend welcher Beziehung steht. Schon aus den vorhergehenden Erörterungen geht eine solche Beziehung insofern hervor, als nach jeder Teilung früher oder später um jedes Tochtercentrosom eine neue Sphäre entsteht. Da nun die Sphäre nicht eine dauernde und stets gleiche Bildung ist, sondern, von minimalen Anfängen ausgehend, sich immer mächtiger entfaltet, in diesem Zustand ihre karyokinetische Wirksamkeit ausübt und dann wieder dahinschwindet, so fragt es sich, wie viele solche „Sphären“ zwischen 2 Teilungen entstehen können, oder anders ausgedrückt, ob jede Generation von Centrosomen zur Erzeugung einer oder mehrerer Sphären befähigt ist [1]). Diese für das Verhältnis der Centrosomen zur Zellteilung hochwichtige Frage muß, wie mir scheint, dahin beantwortet werden, daß normalerweise jedes Centrosom nur einmal eine Sphäre erzeugen kann. Doch ist hier eine Unterscheidung zu machen, deren Erläuterung ich an die Verhältnisse im Ascaris-Ei anknüpfen will. Wir finden dort die Astrosphären in ihrer Ausbildung mit dem Wachstum der Centrosomen Schritt halten; mit der Reduktion der Centrosomen bilden sich auch die Sphären wieder zurück. Aber doch findet während dieser letzteren Periode noch einmal eine Neubildung von Strahlen und, wenn man also will: eine Sphären-Neubildung statt; denn wir sehen an das reduzierte Centrosom direkt Radien herantreten. Allein eine wirkliche, aus weit auslaufenden Fädchen bestehende Strahlensonne bildet sich um das Muttercentrosom nicht mehr aus, solche entstehen erst wieder um die Tochtercentrosomen. Aus dieser Betrachtung dürfte hervorgehen, daß der Ausdruck Sphäre oder Astrosphäre, mit dem alle beliebigen Differenzierungen im Umkreis des Centrosoms be-

---

1) Von Fällen, wo die Sphäre vor oder auf ihrer vollen Entfaltung durch Herstellung abnormer Bedingungen unterdrückt wird und darauf wieder normale Bedingungen eintreten, ist hier abgesehen.

zeichnet zu werden pflegen, nicht für alle hier vorliegenden Beziehungen ausreicht. Schon FOL (43) hat dies erkannt. Er betont nachdrücklichst, daß man die im Seeigel-Ei in der Umgebung der Cytocentren auf verschiedenen Stadien auftretenden Radiensysteme nicht identifizieren dürfe; er unterscheidet Sphären, die nur aus Strahlungen (rayonnements), und solche, die aus Strahlen (rayons) zusammengesetzt sind. Die ersteren haben nach seiner Auffassung auf den Namen wirklicher „Asteren" keinen Anspruch.

Ob sich nun eine derartige Unterscheidung wird durchführen lassen, ist mir zweifelhaft; wohl aber glaube ich, daß es zweckmäßig sein wird, für die zu karyokinetischer Wirksamkeit befähigten Radiensysteme einen besonderen Ausdruck einzuführen, sie etwa als „Kinosphären" aus dem, was man indifferent Sphäre nennt, herauszuheben. Danach wäre z. B. das Radiensystem, das im Ei um das Spermatocentrum auftritt, wahrscheinlich keine Kinosphäre.

Der oben schon ausgesprochene Satz würde jetzt genauer so zu formulieren sein, daß um jedes Centrosomen-Individuum normaler Weise nur einmal eine Kinosphäre auftritt und also nur ein einmaliger karyokinetischer Prozeß an dieses Centrosom geknüpft ist. — Es ist dies nichts anderes als eine Umschreibung der Thatsachen; allein die Betonung, die durch diese Umschreibung dem Sachverhalt gegeben wird, ist, wie mir scheint, von großer Wichtigkeit. Dies wird sich unten zeigen, wo von dem Verhältnis der Centrosomenteilung zur Zellteilung die Rede sein wird.

Kapitel IV.

Kriterien, ob Centrosom oder Centriol.

Im Vorstehenden sind schon die wesentlichsten Kennzeichen enthalten, die sich einerseits für Centrosomen, andererseits für Centriolen aufstellen lassen, und die, wo es sich um die Frage handelt, was in einem bestimmten Falle vorliegt, als Kriterien zu dienen haben. Ich stelle die einzelnen Punkte hier übersichtlich zusammen, wobei aber auch gerade diejenigen Momente, welche mit Unrecht als entscheidende Merkmale angesehen worden sind, besprochen werden sollen.

1) Die Größe im Verhältnis zur Zelle. Die Centriolen sind von so extremer Kleinheit, daß sie selbst in den größten Zellen, wie den Eiern, auch mit den stärksten Vergrößerungen nur als kleine, nicht weiter analysierbare Pünktchen erscheinen. In sehr kleinen Zellen lassen sie sich überhaupt nicht mehr nachweisen, und wenn also in einer kleinen Zelle ein Körperchen gefunden wird, das bei Eisenhämatoxylinfärbung sofort deutlich hervortritt, vielleicht schon mit einem Trockensystem, wie Leitz 7, erkannt werden kann, so ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß es sich um das Centrosom handelt[1]).

Absolute Regeln aber werden sich für die Größe unserer Gebilde nicht aufstellen lassen. Es wird wahrscheinlich Zellen geben, in denen die Centriolen größer sind als in anderen die Centrosomen, so gut wie es in manchen Organismen Zellkerne giebt, die größer sind als in anderen die Zellen, und Zellen, die größer sind als ganze aus Tausenden von Zellen aufgebaute Tiere.

2) Das Verhalten zum Eisenhämatoxylin. Für sämtliche im speciellen Teil besprochenen Objekte wurde gezeigt, daß je nach dem Grad der Entfärbung und nach gewissen in der Konservierung begründeten Unterschieden des Präparates, im einen Falle das ganze Centrosom durch und durch schwarz gefärbt sein kann, während in einem anderen in dem entfärbten Centrosom nur das oder die Centriolen schwarz bleiben. Ja, man kann an einem und demselben Präparat durch Entfärbung in Etappen zuerst das Centrosom, dann dessen Centriolen in schwarzer Färbung zur Darstellung bringen. Die Schwarzfärbung in Eisenhämatoxylin ist sonach im allgemeinen kein Kennzeichen, ob ein Centrosom oder Centriol vorliegt[2]). Dazu kommt dann noch, daß sich in manchen Zellen die Centrosomen konzentrisch entfärben, und dadurch Kunstprodukte in jeder beliebigen Größe zwischen Centrosom und Centriol hergestellt werden können.

Wenn also in einem Präparat bei beliebiger Extraktion des

1) Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß ich die (schwarz gefärbten) Centrosomen des Ascaris-Eies auch im Zustand ihres kleinsten Volumens, wie in Fig. 94, mit Leitz 7 leicht und deutlich erkennen kann. Die Centriolen sind bei dieser Vergrößerung noch nicht unterscheidbar.

2) Nur in sehr großen Zellen, wie manchen Eizellen, wo die Centrosomen sehr groß und locker gebaut sind, halten dieselben den Farbstoff nicht fest, so daß hier, wie es scheint, nur die Centriolen in schwarzer Färbung darstellbar sind.

Farbstoffes im Mittelpunkt der Sphäre ein schwarz gefärbter Bereich bleibt, so hat sich der Beobachter nicht allein die Frage: ob Centrosom oder Centriol, vorzulegen, sondern er wird überdies festzustellen haben, ob er nicht ein Artefakt vor sich hat, welches weder dem einen, noch dem anderen entspricht, ganz abgesehen von den Produkten des pathologischen körnigen Zerfalles, welche in ihrem Aussehen von Centriolen oder Centrosomen nicht zu unterscheiden sind.

3) Der Zeitpunkt der Teilung. Das Centriol teilt sich beträchtlich früher als das Centrosom. In Ei von Ascaris, von Thalassema (GRIFFIN) und Chaetopterus (MEAD), in den Ovocyten von Thysanozoon (VAN DER STRICHT) kommen schon auf dem Stadium der Aequatorialplatte zwei Centriolen zur Beobachtung, im Ei von Echinus sogar noch früher, ehe überhaupt die Spindel gebildet ist. Die Teilung des Centrosoms selbst scheint dagegen normaler Weise nirgends früher als in der Metakinese zu beginnen, in den Ascaris-Blastomeren und so wahrscheinlich in vielen anderen Objekten erfolgt sie erst im Ruhezustande der Zelle. Doppelkörner zur Zeit der Aequatorialplatte oder früher werden also mit großer Sicherheit als Centriolen in Anspruch genommen werden dürfen.

4) Das Verhältnis zur Astrosphäre. Dieses ist wohl das wichtigste Kennzeichen. Ein Körper, an den die Sphärenradien direkt herantreten, ist das Centrosoma. Sodann scheinen die in vielen Fällen zu beobachtenden Abweichungen der Sphäre von der Kugelgestalt stets von einer entsprechenden Umformung des Centrosoms begleitet zu sein, während sie auf die Centriolen ohne Einfluß sind. Ein im Mittelpunkt der Sphäre liegender Körper, der zu erheblicher Abweichung von der Kugelgestalt befähigt ist, dürfte sonach immer das Centrosom sein. —

In vielen Fällen wird die oben beschriebene Centroplasma-Abstoßung und die Art der Teilung für die Centrosomnatur beweisend sein, wie ja auch der Nachweis eines in das eine Körperchen eingeschlossenen kleineren die Wertigkeit beider ergiebt. Ueberhaupt wird sich in Fällen, wo das Schicksal der fraglichen Bildungen von einer Teilung zur nächsten in allen Phasen verfolgt worden ist, selten ein Zweifel erheben können. Wo aber die Ungunst des Objekts nur einzelne Stadien zur Beobachtung kommen läßt, sollte man sich der Aufstellung allgemeiner Gesetze enthalten.

Betrachtet man von den angeführten Gesichtspunkten aus die Centralgebilde, die in den Zellen von Wirbeltieren beschrieben worden sind, so kann man für die meisten fast mit Sicherheit behaupten, daß es Centrosomen, nicht Centriolen, sind. Ich citiere die Abbildungen FLEMMING's (40, Taf. XIV) und M. HEIDENHAIN's (53, Taf. X, Fig. 9, 12, 13, 14 u. a.) von Leukocyten des Salamanders, ferner die Fig. 50 (Taf. XI) bei KOSTANECKI und SIEDLECKI (73) von einem Leukocyten des Proteus, die Abbildungen von M. HEIDENHAIN und TH. COHN (57) von verschiedenen Zellenformen des Entenembryos, von M. HEIDENHAIN (55) von embryonalen roten Blutkörperchen der Ente, die Bilder LENHOSSÉK's (75, Taf. I, Fig. 19—27) von interstitiellen Zellen aus dem Hoden des Katers, sowie zahlreiche Abbildungen von MEVES (81, Taf. IV) von ruhenden oder zur Teilung sich vorbereitenden Spermatocyten des Salamanders.

Vergleicht man die in den genannten Figuren von zumeist ruhenden Zellen dargestellten Centralgebilde in Rücksicht auf ihre Größe mit den Centrosomen von ruhenden oder soeben zur Teilung sich anschickenden Ascaris-Blastomeren (Fig. 92—97, Taf. VII), so wird man sie entschieden als Centrosomen, und zwar die meisten als große Centrosomen, die der roten Blutkörperchen des Entenembryos sogar als außergewöhnlich große bezeichnen müssen. Und wenn manche Autoren glauben, diese Körperchen könnten nicht meinen Centrosomen entsprechen, weil sie so klein seien, so erlaube ich mir demgegenüber auf meine früheren Abbildungen von Eiern und Blastomeren von Ascaris (13, Fig. 29, 32, 34, 74, 86) zu verweisen, wo die Centrosomen ungefähr die gleiche relative Größe haben, ja eher kleiner sind, als in den Abbildungen der genannten Autoren. Ein Unterschied liegt, soweit sich dies gegenwärtig übersehen läßt, nur darin, daß die Centrosomen in den aufgeführten Zellen der Wirbeltiere bei der Mitose nicht oder nur wenig zu wachsen, ja manche sich sogar zu verkleinern scheinen, während ich bei Ascaris ein sehr starkes Wachstum hatte konstatieren können. Daß dieses Wachstum wirklich stattfindet, davon werden meine neuen Abbildungen und die vielen Bestätigungen an anderen Objekten nunmehr keinen Zweifel mehr bestehen lassen. Es verhält sich eben nicht ein Objekt wie das andere.

Ist es richtig, daß sich viele der namhaft gemachten Angaben über die Cytocentren in Wirbeltierzellen auf Centrosomen beziehen, so dürfte erwartet werden, daß diese Körperchen als cen-

trale Differenzierung ein Centriol enthalten. Diese Möglichkeit wird von M. HEIDENHAIN aufs bestimmteste bestritten, ja er erklärt es als ganz irrtümlich (55, S. 246), eine weitere Zusammensetzung seiner Centralkörper auch nur zu vermuten. „Sie sind wahre histologische, morphologisch nicht mehr teilbare Einheiten.“ Es dürfte genügen, HEIDENHAIN's Beweise aufzuzählen, um zu zeigen, welches Gewicht ihnen zukommt. Abgesehen davon, daß er an seinen Objekten und mit seinen Darstellungsmitteln eine weitere Zusammensetzung der Centralkörperchen nicht zu erkennen vermag, sind für ihn folgende Gründe maßgebend:

1) weil sie drehrund sind — wie die Himmelskörper;

2) weil ihre Größe in bestimmte enge Grenzen fällt — wie z. B. die des Menschen;

3) wegen ihrer vollkommenen Analogie mit ähnlichen histologischen Einheiten, wie den Chromatinkügelchen ALTMANN's — deren morphologische Einheit, vorausgesetzt, daß sie nicht überhaupt artificielle Bildungen sind, ebenso problematisch ist;

4) wegen der merkwürdigen Art, wie sie durch Knospung aus einem unbestimmbar kleinen Anfang hervorwachsen — wie alle Knospen, die an irgend einem organischen Körper entstehen.

Kapitel V.

Ueber das Verhältnis der Centrosomenteilung zur Zellteilung.

Die reguläre Kern- und Zellteilung wird vorbereitet durch eine Figur, die aus zwei monocentrischen Radiensystemen besteht, welche die Elemente des Kernes in einer äquatorialen Platte zwischen sich fassen. Alle Abweichungen von dieser dicentrischen Anordnung, sei es daß die Figur nur aus einem Radiensystem oder daß sie aus mehr als zweien besteht, führen zu einer ungeregelten Verteilung der Kernelemente und entweder überhaupt nicht zu einer Zellteilung, oder zur Bildung von Tochterzellen, die nicht die typische Zahl von Chromosomen enthalten[1]) und in vielen Fällen auch in Bezug auf ihre Zell-

1) Ueber die Frage, warum mehrpolige Teilungsfiguren als pathologisch zu bezeichnen sind, vgl. 13, S. 178 ff.

substanz anders beschaffen sind, als wenn sie durch Vermittelung einer dicentrischen Figur gebildet worden wären. Alle diese Fälle mit uni- oder mehr als bipolaren Teilungsfiguren sind daher als Abnormitäten zu bezeichnen, was auch durch unsere Erfahrungen über die Schicksale derartiger Zellen bestätigt wird. Multipolare Mitosen kommen reichlich nur bei degenerativen oder direkt pathologischen Prozessen (in Geschwülsten) vor, deren Endresultat an der krankhaften Beschaffenheit der Zellen keinen Zweifel läßt; und wo man, wie bei Seeigeln, die Entwickelung von Eiern verfolgen kann, in denen auf irgend eine Weise mehrpolige Teilungsfiguren entstanden waren, zeigt sich, daß niemals eine Larve daraus hervorgeht.

Das hier vorliegende Problem ist also dieses: Wodurch ist die zu normaler Teilung notwendige Bipolarität der Teilungsfigur bedingt?

Nachdem ältere Vorstellungen, wie die einer Bestimmung der Polzahl durch die Beschaffenheit des Kernes, speciell durch seine Größe, als ausgeschlossen bezeichnet werden können[1]), sind, falls die Erzeugung der karyokinetischen Radiensysteme überhaupt an specifische Gebilde der Zelle gebunden ist, von vornherein drei Möglichkeiten denkbar:

1) Ein zuerst einfaches Gebilde (Centrosom) teilt sich zufolge der ihm innewohnenden Eigenschaften aktiv in 2 Körperchen, welche durch den Einfluß, den sie auf die Zelle ausüben, zu den Polen der Teilungsfigur werden. Indem um jeden Pol eine Tochterzelle entsteht, ist in dieser zunächst wieder ein einfaches Centrosom vorhanden, das sich in gleicher Weise zweiteilt.

2) Ein zuerst einfaches Gebilde (Centrosom) wird durch entgegengesetzt auf dasselbe einwirkende Spannung (Radienspannung), die durch irgend eine zweistrahlige Struktur des Zellkörpers bedingt ist, passiv in zwei Stücke auseinandergezogen, von denen jedes einen Pol darstellt. Wie bei der sub 1) aufgestellten Möglichkeit beginnt die Tochterzelle ihre Existenz mit einem Centralgebilde, das durch einen in der neuen Zellstruktur bedingten zweiseitigen Zug wieder in zwei gespalten wird.

3) Es ist eine Einrichtung vorhanden, welche bewirkt, daß die Sphären-erzeugenden Gebilde (Centralkörper), deren Zahl eine

1) Natürlich gilt dies nicht für jene Kerne — „Centronuclei“ — die das Aequivalent der Centrosomen in sich enthalten. Hierüber im Kapitel VII, b.

beliebige ist, aber mindestens zwei betragen muß, an zwei Stellen — den Polen der Teilungsfigur — angesammelt werden. Diese Körperchen müssen sich zwar vermehren, damit immer die nötige Minimalzahl von zweien vorhanden ist; eine direkte Beziehung dieser Vermehrung zu der der Zelle besteht jedoch nicht.

Die erste und zweite dieser Möglichkeiten haben gemein, daß ein zuerst einfacher Körper (Centrosom) vorhanden ist, der aktiv oder passiv in zwei zerfällt. Der zweiten und dritten ist gemeinsam, daß die Bipolarität der Teilungsfigur nicht durch eine Eigenschaft der Centrosomen, sondern des Protoplasmas bewirkt wird. Alle drei Möglichkeiten sind vertreten worden; mich selbst haben meine Erfahrungen von Anfang an zu dem Ergebnis geführt, daß die erste in der Natur verwirklicht ist, die zweite hat einen Verteidiger in C. Rabl gefunden, eine nicht ganz klare Mischung der zweiten und dritten charakterisiert den Standpunkt M. Heidenhain's.

a) Eigene Auffassung.

Wenn ich zunächst meine eigene Auffassung näher auseinandersetze, so möge ein kurzer Rückblick auf meine früheren Aeußerungen in dieser Frage gestattet sein. Nachdem ich bei Ascaris megalocephala die Persistenz des Spindelpolkörperchens in der Tochterzelle und dessen Zweiteilung entdeckt hatte, durch welchen Vorgang die für die nächste Teilung bestimmten Polkörperchen (Centrosomen) gebildet werden, habe ich (11) in Uebereinstimmung mit Van Beneden[1]) die Zweiteilung des Centrosoms als die Ursache für die Zweiteilung der Zelle in Anspruch genommen und in Zusammenfassung der Darlegungen, wonach sowohl die Kern- wie die Zellteilung eine Funktion der Centrosomen sei, den Satz aufgestellt (S. 153): „Das Centrosoma repräsentiert das dynamische Centrum der Zelle; durch seine Teilung werden die Centren der zu bildenden Tochterzellen geschaffen, um die sich nun alle übrigen Zellbestandteile symmetrisch gruppieren.“ Dabei wurde das Centrosoma als Erregungscentrum

1) Es ist aus der Darstellung von Van Beneden und Neyt nicht zu ersehen, ob sie an eine aktive oder passive Teilung des Centrosoms gedacht haben. Nach der ganzen Auffassung Van Beneden's ist das letztere wahrscheinlicher.

der Astrosphären betrachtet, und das Auftreten der bei der Zellteilung und Befruchtung zu beobachtenden Radiensysteme in folgender Weise beurteilt (S. 156): „Wo in einer Zelle eine Strahlensonne im Protoplasma vorliegt, da ist dieselbe verursacht durch ein specifisches Körperchen von den oben dargelegten Eigenschaften: ein Centrosoma. Doppelte oder mehrfache Strahlungen in einer Zelle haben entweder darin ihren Grund, daß von Anfang an 2 oder mehrere solche Körperchen vorhanden sind, oder darin, daß das oder die ursprünglich vorhandenen sich geteilt haben“ [1]).

Den gleichen Standpunkt wie damals habe ich im Jahre 1895 (17) wieder vertreten und noch näher ausgeführt. Meine Ergebnisse sind dort in den Satz zusammengefaßt (S. 68), „daß das Centrosoma ein vollkommen und stets selbständiges Gebilde ist, das sich — vielleicht die Befruchtung ausgenommen — niemals mit anderen seinesgleichen vereinigt oder zu einer höheren Einheit verbindet; des weiteren, daß die normale Vermehrung der Centrosomen überall durch fortgesetzte Zweiteilung geschieht, mag nun das gesetzmäßige Eintreten der Zellteilung jedes Tochtercentrosom einer neuen Zelle zuweisen oder Unterdrückung der Zellteilung alle jeweils bestehenden Centrosomen in einer Zelle zusammenhalten; und endlich, daß die Fortpflanzung des Centrosoma im strengsten Verhältnis steht zur Teilung der Zelle, der Art, daß bei jeder normalen karyokinetischen Zellenvermehrung auf jede Teilung des der Zelle zunächst in der Einzahl zukommenden Centrosoms eine Teilung der Zelle folgt“.

Diese Sätze ruhen einerseits auf der Feststellung der normalen Geschehnisse, die sich von einem Spindelpol zu den beiden Polen der nächsten Mitose beobachten lassen, andererseits auf der Analyse mehrpoliger Teilungsfiguren nach Entstehung und Schicksal. Ueber die erstere dieser beiden Grundlagen ist nach dem, was die vorigen Kapitel enthalten, nicht viel zu sagen. Doch sei hier noch auf die nun bald unübersehbare Litteratur hingewiesen, in der für die verschiedensten Zellen in den Sphären zuerst ein, dann 2 Körperchen beschrieben werden, deren jedes wieder zu einem neuen Pole wird. Ob die beschriebenen Körperchen im einzelnen Falle die Centrosomen oder Centriolen sind, ist gleichgiltig;

---

1) Ausführlichere Darlegungen finden sich in den Zellen-Studien, Heft 2, Jena 1888.

darüber kann kein Zweifel sein, daß die reguläre Folge bipolarer Figuren mit einer Zweiteilung ihrer Centralgebilde parallel geht. Hierzu möchte ich sodann aus meiner eigenen Erfahrung — und diese ist eine ziemlich beträchtliche und vielseitige — noch bemerken, daß ich niemals in einer jungen Sphäre mehr als ein Centrosom mit einem Centriol gefunden habe; des weiteren, daß mir niemals ein Fall vorgekommen ist, wo an Stelle eines Doppelcentrosoms ein drei- oder mehrteiliges vorgelegen hätte. Und wenn ich es auch für fast sicher halte, daß pathologischer Weise solche simultane Mehrteilungen vorkommen, so zeigt doch die Einhelligkeit jener Beobachtungen an nachweislich normalen Zellen, daß der Zweiteilung der Zelle Zweiteilung des Centrosoms entspricht.

In dem Gesagten ist eigentlich schon enthalten, daß auf jede Centrosomenteilung normaler Weise eine Zellteilung trifft. Diese prinzipiell höchst wichtige Thatsache zeigt sich am durchsichtigsten in jenen Fällen (Ascaris-Blastomere), wo die Zelle bei der Abschnürung von ihrer Schwesterzelle ein Centrosom in Gestalt des Spindelpolkörperchens erhält, worauf dieses sich nach einiger Zeit zweiteilt und die so entstandenen 2 neuen Centrosomen durch ihre Einwirkungen auf Protoplasma und Kern eine neue bipolare Figur hervorrufen. In Abhängigkeit davon erfolgt dann die Zweiteilung der Zelle, womit wir wieder zu unserem Ausgangspunkt zurückgekehrt sind.

Dieser Verlauf kann insofern modifiziert sein, als zur Zeit, wo sich die beiden Schwesterzellen von einander abschnüren, in jeder das Polkörperchen schon geteilt ist, so daß die Zelle ihre selbständige Existenz bereits mit 2 Centrosomen beginnt. Besonders ausgeprägte Fälle dieser Art bieten das Ei der Forelle (Henneguy, 58) und das von Thalassema (Griffin, 48). Noch ehe sich eine Spur einer Einschnürung des Zellkörpers zeigt, haben sich hier in jedem Pole 2 Tochtercentrosomen gebildet, von denen jedes in der noch fortbestehenden alten Astrosphäre seine eigene schwache Strahlung zu erzeugen beginnt. Derartige Fälle sind von einem großen Interesse für das Problem der Zellteilungsmechanik; an der Richtigkeit der von mir aufgestellten Sätze ändern sie nichts. Sie zeigen nur, daß die durch die dicentrische Figur bedingte Bipolarität der Mutterzelle, welche zur Durchtrennung des Protoplasmas führt, etwas länger bestehen bleiben kann als die beiden Centren, so daß deren Teilung auf jene Verfassung noch nicht sogleich umgestaltend einwirkt. Das Wichtige ist, daß auch in

diesen Fällen die neue Zelle auch in der Folge nie mehr als zwei Centrosomen enthält. Denn ehe diese sich so weit entwickelt haben, um sich wieder zu teilen, ist auch bereits der Kern wieder aus seiner Ruhe zurückgekehrt und eine neue karyokinetische Figur entstanden.

Ich bin zu diesen Darlegungen genötigt, um den Mißverständnissen zu begegnen, denen meine früheren Erörterungen (17) ausgesetzt waren. Ich habe damals gesagt (S. 63), daß das Centrosoma der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommt, und habe dies mit Rücksicht auf Objekte, wie das Forellen-Ei, dahin näher bestimmt, daß man „als den Moment der Entstehung einer Tochterzelle sehr wohl das Stadium ansehen könne, wo die Centrosomen, von ihren Radiensystemen umgeben, durch deren Vermittlung mit je einer Hälfte der sich teilenden Chromosomen in Verbindung getreten sind, und damit genau bestimmt ist, was jeder Tochterzelle an essentiellen Bestandteilen zukommen wird“. Wenn daher M. Heidenhain (55, p. 251) erklärt, jene Forderung, daß die entstehende Zelle nur ein Centrosom besitze, beruhe auf einer Petitio principii, indem „in den Erläuterungen so ungefähr erklärt werde, daß, wenn das „Centrosom“ sich teile, auch die Zelle schon virtuell geteilt sei“, so liegt dieser Behauptung nur eine sehr grobe, bei Heidenhain freilich nicht ungewöhnliche Entstellung meiner Ausführungen zu Grunde [1]); denn nicht eine Phase aus der Vermehrung des Centrosoms habe ich als den Zeitpunkt bezeichnet, wo über die Entstehung der Tochterzellen entschieden sei, sondern eine Phase aus der Teilung der Zelle, indem thatsächlich auf dem Stadium der Aequatorialplatte der Bereich und Kernbestand einer jeden Tochterzelle genau bestimmt ist. Bis zu dieser Zeit aber enthält, soweit wir wissen, jeder Pol normaler Weise nur ein Centrosom.

Nach wie vor halte ich demnach meine frühere Formulierung den Thatsachen für völlig entsprechend: daß das Centrosoma der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommt, indem eben diese Einheit es ist, welche bewirkt, daß sich eine neue Zelle um sie bildet. Oder ganz allgemein, daß die Zweiteilung der Zelle durch die Zweiteilung des Centrosoms bedingt wird.

---

1) An Stelle meines Satzes (S. 64), daß in einer normalen Zelle nicht mehr als zwei Centrosomen vorhanden sein dürfen, schiebt mir Heidenhain (S. 250) die Behauptung unter, „eine normale Zelle dürfe eigentlich nur ein Centrosoma besitzen“.

Ich bemerke jedoch, daß der Satz: das Centrosom kommt der entstehenden Zelle in der Einzahl zu, unter Umständen könnte aufgegeben werden müssen, ohne daß dabei das Wesentliche in meiner Auffassung berührt würde. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß wir nicht wissen, worauf die Erzeugung und vor allem die Umbildung der Strahlensysteme beruht. Es wäre nicht völlig undenkbar, daß ein einmaliger Anstoß genügen könnte, sie hervorzubringen, und daß sie als in sich selbst ruhende Bildungen alle weiteren Umwandlungen, die zur Teilung von Kern und Protoplasma nötig sind, ohne Einwirkung eines Centralgebildes durchlaufen könnten. Dann könnte das Centrosom, vorausgesetzt, daß seine beiden Hälften zunächst inaktiv bleiben, sich schon in der neu gebildeten Sphäre teilen. Das Wesentliche an meiner Auffassung ist nur dieses, daß die Herstellung von gerade zwei Punkten, an denen die Erzeugung von Radiensystemen veranlaßt wird, die Folge einer aktiven Zweiteilung eines vorher in der Einzahl vorhandenen Gebildes, d. h. ausschließlich eine Funktion der Centrosomen selbst ist, und daß keine sekundären Einflüsse von Seiten der Zelle vorhanden sind, welche diese zum normalen Verlauf der Zellteilung nötige Bipolarität bewirken. Ob die fragliche Centrosomen-Zweiteilung bereits lange vollzogen ist, ehe sie zu einer Wirkung auf die Zellsubstanz kommt, oder ob sie der neuen bipolaren Anordnung der Zellsubstanz unmittelbar vorausgeht, ist irrelevant. Auch im ersteren Falle würde jede Zellteilung auf einer ihr vorausgehenden und zu ihr gehörenden Centrosomenzweiteilung beruhen.

Diese aus dem normalen Verlauf geschöpfte Auffassung wird nun aufs vollkommenste bestätigt, ja meines Erachtens als die einzig mögliche bewiesen durch die Zustände, welche in Zellen eintreten, die bei ihrer Entstehung eine Ueberzahl von Centrosomen erhalten haben. Wir kennen bisher zwei Modi, wie dieser Fall eintreten kann: 1) durch Polyspermie, 2) durch Unterdrückung einer oder mehrerer Zellteilungen bei ungestörtem Ablauf der inneren Vorgänge.

Betrachten wir zuerst die Polyspermie-Erscheinungen, wie sie vor allem für das Seeigel-Ei festgestellt sind, so ist schon seit den grundlegenden Untersuchungen von Fol (42) und O. und R. Hertwig (60, 66) bekannt, daß in Eiern, in welche 2 oder mehr Spermatozoen eingedrungen sind, vier- oder mehrpolige Teilungsfiguren entstehen. O. und R. Hertwig (66, p. 155) glaubten

diese Thatsache dadurch erklären zu können, daß bei der Vereinigung zweier Spermakerne mit dem Eikern der erste Furchungskern wesentlich mehr Masse besitzt als bei normaler Befruchtung; sie hielten es für „denkbar, daß eine gewisse Größenzunahme des Kernes allein schon ausreicht, Vierteilung zu erzeugen, gleichgiltig ob dieselbe durch abnormes Wachstum oder durch Aufnahme eines zweiten Spermatozoon veranlaßt wurde“.

Diesen Anschauungen setzte ich, nachdem ich inzwischen bei Ascaris die Individualität der Centrosomen und ihre Vermehrung durch Zweiteilung erkannt hatte, die andere Erklärung gegenüber, daß jedes Spermatozoon ein Centrosom ins Ei einführt, welches sich nach einiger Zeit teilt. Hieraus ergaben sich auf die Polyspermieerscheinungen folgende Schlüsse (11, S. 158): „Ist es . . . richtig, daß bei der normalen Befruchtung das Centrosoma des eingeführten Spermatozoons sich nach einer bestimmten Zeit in zwei solche Körperchen teilt, welche, indem sie sich von einander entfernen, die einfache Strahlung in eine doppelte überführen, so muß auch bei der polyspermen Befruchtung nach Ablauf der gleichen Zeit an Stelle jeder einfachen Strahlung eine doppelte vorhanden sein, also doppelt so viele Strahlensonnen als Spermatozoen eingedrungen sind. Diese Forderung scheint durch die Untersuchungen Fol's und der Brüder Hertwig vollkommen bestätigt zu werden. Gelangen 2 Spermakerne, jeder mit seiner Strahlung ansgestattet, zur Verschmelzung mit dem Eikern, so entsteht stets eine karyokinetische Figur mit vier Polen, während jeder nicht zur Kopulation gelangende Spermatozoenkopf für sich allein eine zweipolige Figur, einen Spermaamphiaster erzeugt.“

Daß diese Erklärung richtig war, daran kann heute kein Zweifel mehr bestehen. Es ist hier also ausschließlich die Zweiteilung der ursprünglich vorhandenen Centrosomen, wonach sich die Zahl der Pole bestimmt.

Völlig übereinstimmend hiermit sind die Ergebnisse bei Unterdrückung der Zellteilung, die auf verschiedene Weise bewirkt werden kann. Auch hier verdanken wir den Untersuchungen von O. und R. Hertwig die ersten wichtigen Thatsachen. Die beiden Forscher vermochten dadurch, daß sie normal befruchtete Seeigel-Eier, die kurz vor der Teilung standen, auf einige Zeit in Chinin- oder Chlorallösung brachten, die Durchschnürung des Protoplasmas zu verhindern. Die Teilungsfigur bildete sich zurück und das gesamte Chromatin vereinigte sich schliesslich wieder in einem einzigen ziemlich großen Kern. Wenn

nun die gelähmte Teilungsfähigkeit wieder erwachte, zeigten sich um diesen Kern vier Pole und es entstanden verschiedene Typen vierpoliger Teilungsfiguren. Auch diese Thatsachen wurden von den Brüdern Hertwig in der bei dem damaligen Stand unserer Kenntnisse nächstliegenden Weise gedeutet (S. 153), „daß der Kern in seinen Umgestaltungen aufgehalten wird und sich wesentlich verspätet teilt; in der Zwischenzeit hat er sich aber durch Substanzaufnahme vergrößert, wodurch es ihm ermöglicht wird, sich direkt in 4 Stücke zu teilen.“ — Die Erkenntnis der Individualität der Centrosomen verlangte auch hier eine andere Deutung welche ich 1888 (13, S. 187) gegeben habe: „Durch die Einwirkung von Chinin und Chloral wird zwar der Einfluß der Centrosomen auf Protoplasma und Kern gelähmt; wie aber das Wachstum der Kernsubstanz ungestört fortschreitet, so geht auch die Entwickelung der Centrosomen ungehindert ihren Gang, und so erleiden diese beiden Körperchen schon im ungefurchten Ei die Teilung, welche bei nicht aufgehobener Einwirkung derselben auf Kern und Protoplasma erst in den beiden Furchungszellen eintreten würde. So sind, wenn nach dem Erlöschen der Chinin- und Chloralwirkung die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Zellenorganen wieder hergestellt sind, 4 Centralkörperchen vorhanden, die nun zur Entstehung einer entsprechenden Teilungsfigur Veranlassung geben müssen.“

Auch die Richtigkeit dieser Erklärung ist heute nicht mehr zweifelhaft. Ich habe selbst seither durch Einwirkung sowohl von Druck wie von Kälte Zellteilungen unterdrückt und die entstehenden Folgezustände studiert. Einiges hiervon habe ich bereits kurz mitgeteilt (19), eine ausführlichere Darstellung wird in anderem Zusammenhang erfolgen. Bei diesen Versuchen zeigte sich ausnahmslos, daß die Zahl der Pole bei jeder neuen Teilung oder jedem neuen Teilungsversuch doppelt so groß ist als die Zahl derjenigen, die bei der letzten Teilung (Teilungsversuch) in die betreffende Zelle zu liegen kamen.

Der reinste Fall dieser Art ist aber der, den ich gleichfalls an Seeigel-Eiern festgestellt habe (19), wo infolge einer Abnormität bei der ersten Teilung alles Chromatin in die eine Blastomere gerät, während die andere nur ein Centrosoma enthält. Die kernhaltige Blastomere furcht sich ungestört weiter, die kernlose ist nicht zur Teilung befähigt[1]). Nichtsdestoweniger kommt es hier

1) Auf gewisse Differenzen dieses Befundes von einem ähnlichen, den Ziegler (109) seither gemacht hat, werde ich an anderer Stelle zu sprechen kommen.

zu einer ganz regelmäßigen Vermehrung der Centrosomen von 1 auf 2, von 2 auf 4, von 4 auf 8 u. s. w., ganz so wie in dem kernhaltigen Teil, nur daß in diesem letzteren auf jede Centrosomenteilung eine Zellteilung folgt und somit jede der jeweils vorhandenen Zellen nie mehr als 2 Centrosomen enthalten kann.

Die volle Uebereinstimmung dieses Verhaltens mit meiner Auffassung ist ohne Weiteres klar; was sich aus demselben gegen die sonst aufgestellten Ansichten ergiebt, soll bei der Erörterung dieser Hypothesen, zu der ich jetzt übergehe, zur Sprache kommen.

b) Rabl's Hypothese.

Die oben schon kurz erwähnte Auffassung Rabl's, die sich in dem III. Teil der Abhandlung über den Bau und die Entwicklung der Linse (89) zusammengefaßt findet, kann ich am besten mit des Autors eigenen Worten wiedergeben. Rabl erklärt (S. 119), es sei „nichts weniger als selbstverständlich, daß sich eine Zelle unter normalen Umständen immer nur in 2 Zellen teilt. „Die Thatsache wird aber verständlich, wenn man annimmt, daß die Fäden der Filarmasse oder die Gerüstbalken des Zellleibes, oder wie wir uns sonst ausdrücken wollen, von zwei Seiten her in gleicher Stärke an das Centrosoma angreifen. Bei dieser Anordnung wird es verständlich, warum sie, wenn sie sich kontrahieren, das Centrosoma nach zwei Richtungen auseinanderziehen und damit auch die Zweiteilung des Zellkerns einleiten. Den Grund der Zweiteilung sehe ich also in der Organisation der Zelle: diese Organisation kann, wenn sie eine Zweiteilung bewirken soll, nur eine bilateral-symmetrische [1]) sein. Wird die bilaterale Symmetrie gestört, greifen die Gerüstbalken nicht mehr von 2, sondern von 3 oder mehr Seiten in gleicher Stärke an das Centrosoma an, so werden sogenannte pluripolare Teilungsfiguren die notwendige Folge sein".

Was also nach meiner Anschauung in der Konstitution des Centrosoms begründet ist, verlegt Rabl in die Konstitution des Zellkörpers. Gründe für diese Annahme liegen, soweit ich sehen kann, nicht vor. Denn erstens ist von einer Zellenorganisation,

---

1) Rabl's Vorstellungen verlangen nicht notwendig eine bilateral-symmetrische Organisation der Zelle. Auch geht aus seinen weiteren Ausführungen hervor, daß er unter bilateraler Symmetrie das versteht, was man in der Promorphologie als zweistrahlige Symmetrie bezeichnet.

wie sie Rabl verlangt, nichts bekannt; ist ja doch seine bilaterale Symmetrie etwas lediglich seiner Hypothese zu Liebe Angenommenes. Damit leugne ich natürlich nicht, daß es zweistrahlig- und bilateral-symmetrische Zellen giebt; allein dieser geometrischen Zellensymmetrie entspricht, wo sie überhaupt vorhanden ist, durchaus nicht immer die Teilungsrichtung des Centrosoms, so daß die von Rabl postulierte Symmetrie mit dieser sichtbaren gar nichts zu thun hätte. Zweitens aber ist durch den Nachweis, daß die dicentrische Fadenanordnung nicht durch Spaltung aus der monocentrischen entsteht, sondern eine Neubildung ist, der Voraussetzung eines auf das Centrosoma von zwei Seiten einwirkenden Zuges jeder Boden entzogen.

Positiv aber spricht gegen die Hypothese Rabl's schon der Vorgang der Centrosomenteilung an und für sich. Wenn ein Körper durch entgegengesetzt gerichteten Zug passiv zerrissen wird, so muß dies unter ganz charakteristischen Formveränderungen vor sich gehen, von denen uns die Centrosomenteilung nirgends etwas zeigt. Vor allem aber ist hier von Wichtigkeit, daß die Teilung des Centrosoms durch einen in seinem Innern sich abspielenden Vorgang eingeleitet wird, zu einer Zeit, wo dieses Körperchen meist noch völlig kugelig ist: durch die Teilung des Centriols. Dieser Prozeß ist schon deshalb von jedem Radienzug ausgeschlossen, weil die Radien nicht bis an das Centriol heranreichen. Sollte man aber unsichtbare Fortsetzungen der Astrosphärenradien sich bis an dieses Körnchen erstrecken lassen, so erfolgt doch, wie oben gezeigt wurde, seine Teilung so unabhängig von den Zellenachsen und in so schlagendem Gegensatz zu der Symmetrie der Astrosphäre, daß eine mechanische Abhängigkeit dieser Teilung von der Zellenstruktur ausgeschlossen ist. Da nun die Individualisierung der beiden Tochtercentrosomen aus dem Centroplasma des Muttercentrosoms um die beiden Centriolen erfolgt, so ist damit auch die Verdoppelung des Centrosoms als unabhängig von der Zellstruktur erwiesen.

Ebenso steht der Rabl'schen Hypothese alles entgegen, was wir von pluripolaren Mitosen wissen. Ich habe oben dargelegt, wie solche entstehen können; in allen diesen Fällen hat sich gezeigt, daß die Centrosomen sich genau so durch Zweiteilung vermehren, wie in normalen Zellen, und daß die Mehrpoligkeit auf Störungen bei der Bildung der betreffenden Zellen: Vereinigung von mehr als zweien bei der Befruchtung oder Vereinigtbleiben von Schwesterzellen, beruht. Allerdings möchte ich selbst bezweifeln, daß alle

pluripolaren Figuren in dieser Weise entstehen; vor allem die nicht selten beobachteten dreipoligen Figuren dürften vermutlich auf eine simultane Dreiteilung des Centrosoms zurückzuführen sein, wofür ja bei HEIDENHAIN (55, S. 261) Anhaltspunkte vorliegen[1]). Warum eine solche simultane Mehrteilung eintritt, bleibt nach meiner Theorie dunkel, wie ja auch die normale Zweiteilung des Centrosoms oder die der Chromosomen und überhaupt jede aktive Teilung eines organischen Gebildes wohl unter Umständen um eine Stufe zurückverlegt werden kann, ihrem letzten Grunde nach jedoch unerklärbar ist. Jedenfalls aber leistet die RABL'sche Hypothese, daß simultane Mehrteilung des Centrosoms durch Störung in der Symmetrie der Zelle bedingt sei, ganz abgesehen von allem, was sonst gegen diese passive Zerlegung spricht, nicht im geringsten mehr. Denn wenn man eine Umbildung der zweistrahligen Zellensymmetrie in eine dreistrahlige supponieren will, kann man ebenso gut eine entsprechende Umstimmung in der Centrosomen- oder Centriolenstruktur annehmen. Im übrigen hat aber auch hier die RABL'sche Hypothese alle positiven Befunde gegen sich. Man mag Seeigel-Eier und Blastomeren in irgend eine Form bringen — es lassen sich in dieser Beziehung, wie ich anderwärts zeigen werde, sehr mannigfaltige Störungen erzielen — an der Zweiteilung der Centrosomen ändert sich dabei nichts.

Damit dürfte diese Anschauung als in jeder Beziehung unbegründet nachgewiesen sein.

Wende ich mich nun zu der dritten Möglichkeit, daß beliebig viele „Centralkörper" auf zwei Punkte verteilt und so zu den Polen der mitotischen Figur werden, so müssen hier noch zwei Modalitäten unterschieden werden. Entweder die zahlreichen Körperchen sind in einen einheitlichen Körper eingelagert, der sich aktiv oder passiv zweiteilt, oder sie sind selbständig, und es bestehen zwei vorausbestimmte Punkte in der Zelle, an denen sie

1) HEIDENHAIN spricht (S. 258) von der „BOVERI'schen uneingeschränkten Vorstellung von einem Organ, dem „Centrosoma", das ein für allemal mit der Fähigkeit der Zweiteilung ausgestattet sein soll". Er nimmt es hier, wie gewöhnlich, nicht genau mit dem, was ich gesagt habe. Denn sowohl S. 64 wie S. 68 (17) habe ich betont, daß die normale Vermehrung der Centrosomen durch Zweiteilung geschieht, womit als Abnormität das Vorkommen einer simultanen Mehrteilung zugegeben ist.

sich ansammeln. Was diese letztere Möglichkeit anlangt, so genügt es, zu ihrer Widerlegung die Erscheinungen der Polyspermie anzuführen. Ist in der Zelle eine Bipolarität vorhanden, welche die vorhandenen Centrosomen an zwei Punkten ansammelt, so müssen die 4 Centrosomen, die bei der Dispermie auftreten, gleichfalls auf diese zwei Punkte lokalisiert werden. Daß dies nicht der Fall ist, mag noch etwas näher an einem bestimmten Objekt, dem Ascaris-Ei, erläutert werden, welches für diese Frage besonders geeignet ist. Das sich furchende Ascaris-Ei besitzt eine im lebenden Zustande sehr deutliche Heteropolie, die vor allem durch die einseitige Anhäufung des Dotters bedingt ist. Schon zur Zeit, wo die Vorkerne im Ruhezustande neben einander liegen, ist dieses Verhalten erkennbar. Die Stellung der Centrosomen der ersten Furchungsspindel wird durch diese Heteropolie des Eies bestimmt, die Achse der fertigen Spindel fällt mit der Eiachse zusammen. Im dispermen Ei ist, wie ich feststellen konnte, die Dotterverteilung genau die gleiche; man kann ein lebendes dispermes Ascaris-Ei von einem monospermen nach der Protoplasma-Beschaffenheit nicht unterscheiden. Wenn also im normal befruchteten Ei der eine Pol in die dotterreiche, der andere in die dotterarme Hälfte des Eies zu liegen kommt, so müßten nach der obigen Annahme auch im disperm befruchteten Ei nur zwei Pole an den gleichen Stellen zu finden sein. Thatsächlich aber treten stets 4 annähernd äquidistante Pole auf, von denen in allen von mir beobachteten Fällen 2 die typische Lage haben, die 2 anderen mit ihrer Verbindungslinie senkrecht zur Eiachse orientiert sind.

So bleibt also als letztes noch die Annahme einer Einlagerung oder Zusammenfügung der in beliebiger Zahl vorhandenen Körperchen zu einem größeren Körper übrig. Soll ein derartiges Konglomerat ein Gefolge normaler Mitosen garantieren, so muß es sich durch Zweiteilung vermehren, und auf jede solche Verdoppelung muß eine Zellteilung treffen. Damit haben wir aber im Prinzip die oben sub 1 und 2 aufgeführten Verhältnisse; das Gesamtgebilde entspricht dem Centrosom, die zahlreichen „Centralkörper" aber sind Inhaltskörper oder durch besondere Beschaffenheit unterschiedene Unterabteilungen desselben. Das Wesentliche an dem Verhältnis eines solches Gebildes zur Zellteilung ist auch hier seine Zweiteilung, und da diese nach dem, was oben gegenüber der Rabl'schen Hyypothese auseinandergesetzt worden ist, keine passive sein kann, eine aktive Zwei-

teilung in meinem Sinn. Die Frage ist hierbei nur noch, ob es solche Gebilde überhaupt giebt, und damit kommen wir zu den von M. Heidenhain vertretenen Vorstellungen.

C. Die Mikrocentren-Lehre M. Heidenhain's.

Die Objekte, auf die sich Heidenhain bezieht, sind Zellen von Säugetieren: Leukocyten, Riesenzellen des Knochenmarks und Riesenzellen aus einer mesenterialen Lymphdrüse vom Kaninchen. Auf Grund seiner Befunde an diesen Zellen hat Heidenhain seine Mikrocentren-Lehre aufgestellt, deren wesentlicher Inhalt folgendes ist. Ein Centrosoma in meinem Sinne, also ein Körperchen, wie ich es oben für verschiedene Objekte in Uebereinstimmung mit meinen früheren Befunden beschrieben habe, giebt es nicht. In den Sphären finden sich kugelige Körper ohne weitere Struktur [1]), die über eine bestimmte Größe nicht hinausgehen, die „Centralkörper". Diese vermehren sich durch Knospung, und zwar ohne bestimmte Beziehung zur Zellteilung so daß nicht nur zwei, sondern auch drei, vier, ja Hunderte neben einander in einer Zelle vorhanden sein können, unter Umständen alle in eine gemeinsame Zwischenmasse eingebettet oder durch zarte Substanzbrücken alle oder in Gruppen mit einander verbunden. Jede solche Gruppe, deren die Zelle eine oder zahlreiche enthalten kann, ist ein Mikrocentrum. Ein solches kann durch den bereits genannten Prozeß der Knospung von einem Centralkörper aus, andererseits aber auch dadurch entstehen, daß viele ursprünglich getrennte Centralkörper zusammenrücken. Eine direkte Beziehung der Vermehrung der Centralkörper zur Zellteilung kann unter diesen Umständen natürlich nicht bestehen (55, S. 257).

Ich habe meine Ansicht über diese Lehre schon früher (17) eingehend dargelegt und verweise bezüglich vieler Einzelausführungen, die ich nicht noch einmal wiederholen will, auf das dort Gesagte. Die Quintessenz meiner damaligen Einwände ist dieses, daß Heidenhain zweierlei ganz verschieden zu beurteilende Bildungen als vollkommen gleichwertig zusammengeworfen hat, nämlich einerseits ein Einzelcentrosoma, andererseits einen Centrosomenhaufen, wie ein solcher nur in abnormen Zellen durch

---

1) Vgl. hierüber das oben S. 127 Gesagte.

Unterdrückungen von Zellteilungen zustande kommen kann. Beides nennt er „Mikrocentrum“, und indem er nun Sätze aufstellen will, die für beides gelten, muß er das Wesentliche an der Vermehrungsweise der Centrosomen ganz ignorieren und eine direkte Beziehung dieser Vermehrung zur Teilung der Zelle leugnen. Betrachtet man die beiden Arten von Mikrocentren als das, was sie sind, so fügen sie sich nach HEIDENHAIN's eigener Darstellung vollkommen den von mir entwickelten und auch im Vorstehenden wieder begründeten Aufstellungen: diejenigen „Mikrocentren“, welche Einzelcentrosomen sind, vermehren sich — typischer Weise — durch Zweiteilung und jedes Tochtercentrosom wird wieder zu einem karyokinetischen Pol; diejenigen, welche Centrosomenhaufen sind, zeigen ein entsprechendes Verhalten an ihren Konstituenten. Eine Eigenschaft, durch welche sich der Haufen als eine höhere Einheit dokumentieren und dem Einzelcentrosom einer normalen Zelle in irgend einer Weise gleichwertig erscheinen würde, existiert nicht. Die Aufstellung des Begriffes „Mikrocentrum“ kann daher nur dazu führen, klare Verhältnisse zu verwirren.

M. HEIDENHAIN hat nun gegen diese meine Kritik eine Erwiderung gerichtet, und wenn Schmähungen widerlegen könnten, so wäre meine Auffassung, ja man darf sagen, alles, was ich je in der Centrosomenfrage an Befunden beschrieben und an Gedanken geäußert habe, als abgethan zu betrachten.

Anders, wenn man das Sachliche in den Auseinandersetzungen HEIDENHAIN's herauszuschälen sich bemüht. Hier tritt zunächst trotz aller Verschleierungen wieder klar hervor, daß alles, was HEIDENHAIN an Thatsachen anführt, wie ich schon früher betonte, mit meiner Centrosomenlehre vollkommen übereinstimmt. HEIDENHAIN giebt an verschiedenen Stellen zu (S. 252, 255), daß zu Beginn der Mitose eine Zweiteilung des „Centrosoma“ oder Microcentrums eintrete, daß man „in zwangloser Weise von einer Zweiteilung der Mikrocentren“ sprechen könne, und seine weiteren Ausführungen lassen keinen Zweifel, daß er nunmehr von einer aktiven, nicht etwa durch Zug von außen bewirkten Zweiteilung spricht. Damit ist im Grunde alles zugegeben, was ich behaupte. Wenn HEIDENHAIN angeblich gegen mich hinzufügt, daß man diese Teilung nicht als „Fortpflanzung im engeren Sinne“ bezeichnen könne, daß sie „kein eigentlich so zu nennender Fortpflanzungsprozeß“ sei, so muß ich bemerken, daß ich erstens mich niemals darüber ausgesprochen habe, ob die Zweiteilung der

Centrosomen eine Fortpflanzung im engeren oder weiteren Sinn, eine eigentliche oder uneigentliche ist, und daß ich zweitens diese von Heidenhain erfundene Distinktion überhaupt für sinnlos halte. Denn danach wäre die Teilung einer Zelle kein Fortpflanzungsprozeß, die Teilung eines vielzelligen Organismus noch weniger; und doch ist der Ausdruck Fortpflanzung (im biologischen Sinn) gerade von diesen kompliziertesten Gebilden genommen. Das Wort drückt nichts anderes aus, als daß ein in irgend einer Weise einheitliches organisches Gebilde in zwei oder mehrere zerlegt wird, die in ihrer Weise wieder ein Ganzes darstellen. Welche Kräfte diese Teilung bewirken, ist ganz gleichgiltig, ja nicht einmal, daß das Gebilde die Teilung durch in ihm gelegene Ursachen erleidet, gehört notwendig zum Begriff der Fortpflanzung, wofür nur an die Fortpflanzung von Pflanzen durch Stecklinge erinnert sei. Im übrigen aber liegt ja der Streitpunkt gar nicht in dieser Wortspielerei; denn das Wort „Fortpflanzung“, das ich bei der ganzen Erörterung überhaupt nur einmal gebraucht hatte, kann ich entbehren. Was ich gegen Heidenhain betonte, war die Zweiteilung als Eigenschaft der Cytocentren, die Thatsache, daß diese Gebilde, mögen sie im übrigen beschaffen sein, wie sie wollen, sich normaler Weise in zwei zu karyokinetischer Wirksamkeit befähigte Stücke teilen und nicht in mehr; und weiterhin, daß auf jede dieser Teilungen zufolge der Wirkungsweise der Teilstücke normaler Weise eine Zellteilung folgt. Diese neben der Erzeugung der Radiensysteme fundamentalste und generellste Eigenschaft der Cytocentren hatte Heidenhain durch Schaffung seines Mikrocentrenbegriffes zur Unkenntlichkeit verschleiert, denn weder seinen Centralkörpern noch seinen Mikrocentren — und ein drittes giebt es nicht — kommt diese Eigenschaft der Zweiteilung und der Parallelismus dieser Zweiteilung mit der der Zelle generell zu.

Ich könnte mich mit dieser Konstatierung begnügen. Da aber Heidenhain seit meinen früheren Erörterungen noch ein weiteres Objekt für seine Auffassung ins Feld geführt hat, und da auf der anderen Seite meine Anschauungen über die Morphologie der Cytocentren inzwischen bestimmtere Gestalt angenommen haben, halte ich es für ersprießlich, die Grundlagen seiner Lehre noch einmal Revue passieren zu lassen.

In den meisten Objekten, die Heidenhain neuerdings untersucht hat, findet er, wie andere Autoren, als Regel zwei dicht benachbarte Centralkörperchen, also ein Doppelcentrosom,

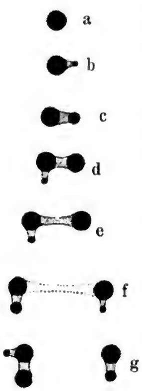
wie es bei den von mir studierten Objekten rasch vorübergeht, in vielen Zellen aber, in denen sich die Teilung frühzeitig einleitet und eine relativ lange Zellenruhe durchgemacht wird, von langem Bestand ist. Wenn HEIDENHAIN in manchen dieser Fälle, wie z. B. gelegentlich in den roten Blutkörperchen des Entenembryo, an Stelle dieses Doppelcentrosoms Bildungen findet, die aus 3 oder 4 Körperchen zusammengesetzt sind, so kommen andererseits auch mehrpolige Teilungsfiguren vor (S. 260 und 261), sodaß diese Thatsachen, soweit die der Natur der Sache nach äußerst lückenhaften Beobachtungen überhaupt ein Urteil gestatten, mit den sonstigen Erfahrungen über die Vermehrung der Centrosomen und ihr Verhältnis zur Mitose in bester Uebereinstimmung stehen. Auch die Annahme einer Knospung dürfte durch die Bilder, die HEIDENHAIN von den genannten embryonalen Zellen giebt, kaum nahegelegt werden.

Wir kommen nun zu den Kaninchen-Leukocyten. Ich habe schon oben (S. 113 ff.) hervorgehoben, daß aus dem, was HEIDENHAIN über die „Mikrocentren“ dieser Zellen mitgeteilt hat, der Beweis einer Knospung, ja überhaupt einer Vermehrung der gefundenen Körperchen nicht zu entnehmen ist. Wäre nicht bereits nachgewiesen gewesen, daß die Polkörperchen der Teilungsfiguren auf einander folgender Zellgenerationen durch Teilung aus einander entstehen, so hätten die HEIDENHAIN'schen Bilder kaum die Vermutung einer Vermehrung rechtfertigen können. Wir bekommen nur Stadien von ruhenden Zellen zu sehen, und dadurch ist schon die bloße Deutung der fraglichen Körperchen sehr erschwert. Ich habe früher (17) die Ansicht ausgesprochen, daß die von HEIDENHAIN abgebildeten Körner Inhaltskörper (Teile) eines einheitlichen Centrosoms seien, und habe für dieselben den Namen „Centriolen“ vorgeschlagen, allerdings nicht streng in dem Sinne, den ich jetzt dieser Bezeichnung beilege. Ob die HEIDENHAIN'schen Centralkörper der Leukocyten Centriolen in diesem letzteren Sinne seien, ist schwer zu entscheiden. HEIDENHAIN's Versicherung, daß ein größerer Körper, in den sie eingeschlossen seien, nicht existiere, würde sie zu Centrosomen stempeln; allein wenn man bedenkt, daß HEIDENHAIN diejenigen Bilder, wo er wirklich einen einheitlichen größeren Körper findet, als Verklumpungsfiguren bei Seite schiebt, so kann jene Behauptung nicht sehr viel Gewicht beanspruchen. Für die folgenden Betrachtungen sei nun angenommen, daß die dunkel gefärbten Körperchen eines jeden Mikrocentrums Centrosomen, bezw.

Unterabteilungen eines in Vermehrung begriffenen Centrosoms seien. Die zu untersuchende Frage ist dann diese: Zwingen die von Heidenhain an den Leukocyten des Kaninchens ermittelten Thatsachen dazu, die aus so vielerlei Beobachtungen erschlossene direkte Abhängigkeit der Zellteilung von der Teilung der Centrosomen aufzugeben oder einzuschränken?

Bei Erörterung dieser Frage stelle ich mich völlig auf den Standpunkt Heidenhain's und nehme also als erwiesen an, daß *alle* von ihm gefundenen Körperchen Centralkörperchen sind und daß die kleinen aus den großen durch Knospung entstehen.

Denken wir uns als Ausgangspunkt (Textfigur B, a) ein einfaches Centralkörperchen, welches durch Knospung ein kleines solches Gebilde aus sich hervorgehen läßt (b), oder, wie ich es lieber ausdrücken möchte, welches durch eine stark inäquale Teilung in ein sehr großes und ein sehr kleines Tochtercentrosoma zerfällt, so ist es nicht nur möglich, sondern sogar sehr wahrscheinlich, daß dieses kleine Körperchen die Eigenschaften seines riesigen Schwestercentrosoms nicht sofort besitzt, sondern erst mit seinem Heranwachsen zu ungefähr der gleichen Größe gewinnt. Daß die Centrosomen mit dem Wachstum ihre Eigenschaften ändern, muß ja auch aus den typischen Verhältnissen bei der *äqualen* Centrosomenteilung geschlossen werden.



Textfigur B.

Wir erhalten also erst nach einiger Zeit neben dem von Anfang an großen Tochtercentrosom ein ihm an Qualität gleiches Schwestercentrosom, und nun erst können beide sich trennen und in bekannter Weise die Zellteilung bewirken. Während des Heranwachsens des kleinen Centrosoms kann zwar dessen großes Schwestergebilde schon seinerseits wieder die gleiche inäquale Teilung inaugurieren, mit anderen Worten: eine neue Knospe treiben (d); diese aber übt nach unserer Annahme, daß die Knospe erst durch ihr Heranwachsen die Qualitäten ihres großen Schwestercentrosoms erwirbt, auf die Zellsubstanz und auf die Prozesse, die sich zwischen den beiden anderen abspielen, zunächst keine Einwirkung aus. Sie bleibt einfach bei der Separation der beiden ausge-

wachsenen Centrosomen an dem einen, offenbar an dem erzeugenden hängen. Dann hätten wir (e) in der einen Tochterzelle ein einziges ausgewachsenes Centrosom, in der anderen ein solches mit junger Knospe, und der weitere Verlauf (f, g) wäre der gleiche, wie oben angenommen: immer würden, so lange überhaupt eine normale Zellvermehrung stattfindet, die beiden jeweils ausgewachsenen Centrosomen sich von einander trennen und den Anstoß zu einer Zellteilung geben, ehe die nächstjüngere Knospe die hierzu nötigen Eigenschaften erlangt hat.

Diese Art, die Heidenhain'schen Befunde zu erklären, hat ein gewisses Analogon in den Vorgängen, die wir bei der ungeschlechtlichen Vermehrung einer Hydra finden. Auch hier kann neben der ältesten Knospe noch eine zweite, jüngere, ja noch eine dritte und vierte, immer jüngere vorhanden sein. Die Qualitäten des Muttertieres und die Fähigkeit, sich abzuschnüren, erhält aber die Knospe erst mit einer gewissen Größe, so daß zu einer und derselben Zeit nur eine sich vom Muttertier trennt. Es entstehen also simultan stets nur zwei selbständige Gebilde, die sich fortan unabhängig ernähren, die unabhängig ihren Ort verändern können: die sich ablösende Knospe und das eventuell mit jüngeren Knospen ausgestattete Muttertier; wir haben also hier die gleiche Zweiteilung, wie wir sie für den Heidenhain'schen hypothetischen Fall der knospenden Centrosomen angenommen haben. Nur freilich ist für die Hydra diese simultane Zerlegung in nur zwei Individuen ganz gleichgiltig, da nichts Komplizierteres von ihrer gemeinsamen Wirkung abhängt, und so erscheint die Hervorhebung dieser Thatsache hier künstlich, wogegen bei dem Centrosom gerade in diesem Punkte das Essentielle liegt, indem sich dieses Körperchen nicht in mehr als 2 Stücke zerlegen darf, wenn es normal funktionieren soll.

Diese Betrachtung führt wieder zurück auf die im Kapitel II gemachte Unterscheidung zwischen Verdoppelung und Separation, ja die Notwendigkeit dieser Unterscheidung würde gerade im vorliegenden Falle eine besonders klare Illustration erhalten. Die Verdoppelung wäre hier in dem Knospungsvorgang gegeben: aus dem einfachen Muttercentrosom individualisieren sich 2 ihren Zusammenhang bewahrende Tochtercentrosomen, ein sehr großes und ein zunächst sehr kleines. Und hiervon wäre zu unterscheiden die Separation, d. i. das Auseinanderweichen dieser beiden Schwestercentrosomen zu 2 je einen Pol bildenden

Stücken[1]). Verdoppelung und Separation würden auch hier insofern genau parallel laufen, als auf jeden Prozeß der ersteren Art ein solcher der zweiten träfe. Allein die beiden Prozesse wären, da die Separation erst erfolgen kann, nachdem das kleine Körperchen des Doppelcentrosoms zur Größe seines Schwestergebildes herangewachsen ist, durch ein langes Zeitintervall getrennt. Durch diese Eigentümlichkeit wird es ermöglicht, daß, ohne Störung der Normalität der Zellteilung, an dem bereits ausgewachsenen Schwestercentrosom die Verdoppelung für die übernächste Zellteilung eintreten kann, ehe zwischen den beiden in Rede stehenden Schwestercentrosomen die Separation für die nächste vollzogen ist. Auf diese Weise entstehen dreiteilige, unter Umständen vierteilige Centrosomen, welche der direkten Abhängigkeit der Zellteilung von der Centrosomenteilung auf den ersten Blick zu widerstreiten scheinen, bei genauerer Analyse diese Abhängigkeit aber gerade in besonders instruktiver Weise bestätigen. Sie lehren vor allem, daß, von so fundamentaler Bedeutung bei der Centrosomenteilung auch die Verdoppelung ist, der für die Normalität der Zellteilung direkt maßgebende Vorgang in der Separation liegt.

Durch die im Vorstehenden gegebene völlig ungezwungene und mit den Heidenhain'schen Bildern in genügender Harmonie stehende Erklärung würde sich auch eine solche abweichende Fortflanzungsart der Centrosomen mit dem, was zahllose andere Objekte gelehrt haben, in Einklang bringen lassen; die normale Zellteilung würde auch hier in gleicher Weise auf Zweiteilung des Centrosoms beruhen, auf jede Knospung würde eine Separation, auf jede Separation eine Zellteilung treffen. Der einzige wesentliche Unterschied wäre wohl nur der, daß bei den Kaninchen-Leukocyten die beiden Schwesterzellen in Bezug auf ihre Centren nicht völlig gleichgestellt sind, indem die eine länger brauchen wird, bis sie wieder eine herangewachsene Centrosomenknospe besitzt, als die andere (Textfigur B e, f, g, S. 144). Allein bei Zellen, wie den Lymphocyten, die nach ihrer Teilung nichts mehr mit einander zu schaffen haben, spielt dies keine Rolle. — Sodann könnten natürlich auch viel leichter abnorme Zustände eintreten als bei der gewöhnlichen Centrosomenteilung. Denn wenn die zweite Knospe

1) Einen ganz entsprechenden Gegensatz zwischen Verdoppelung und Separation bietet unser vorhin gebrauchtes Beispiel der ungeschlechtlichen Vermehrung der Hydra.

reif wird, ehe zwischen dem Muttercentrosom und der ersten Knospe die Separation mit ihren mitotischen Konsequenzen vollzogen ist, so wird eine dreipolige Figur entstehen müssen. Gerade derartige Vorkommnisse sind nun aber bei den Leukocyten offenbar äußerst häufig, sie führen zur Bildung der Riesenzellen (HEIDENHAIN). Und so erhält auch von dieser Seite meine Erklärungsweise noch eine gewisse Stütze.

Ich bemerke nochmals, daß diese Auseinandersetzungen nur unter der unbewiesenen Voraussetzung gelten können, daß die Centrosomen der Kaninchen-Leukocyten sich so verhalten, wie HEIDENHAIN annimmt. Einstweilen gehören diese Zellen, was in ihrer Natur begründet ist, in Bezug auf ihre Centren zu den ungenügend erforschten Objekten, und es dürfte nicht leicht eine Zellenform geben, die sich weniger als Paradigma für eine Darstellung der Beschaffenheit und Fortpflanzung der Centrosomen, wie deren Beziehung zur Zellteilung eignet, als diese.

Ist nun bei den Leukocyten ihr Schicksal nur unsicher, so ist das zweite Objekt, welches HEIDENHAIN seiner Mikrocentren-Lehre zu Grunde gelegt hat, bereits ein unzweifelhaft pathologisches. Es sind dies die Riesenzellen des Knochenmarkes. Wenn ich diese Zellen pathologisch nenne, so soll das nicht heißen, daß ich ihre Herbeiziehung verwerfe; im Gegenteil, nichts scheint mir lehrreicher zu sein, als die Vorstellungen, zu denen uns der immer gleiche Verlauf in den normalen Zellen führt, an dem Verhalten solcher abnormen Fälle zu prüfen und, wenn nötig, zu berichtigen; und ich habe das Dankenswerte in HEIDENHAIN's Analyse der Riesenzellen voll anerkannt. Allein man darf die durch die pathologische Verfassung dieser Zellen sich erklärenden Verhältnisse nicht als etwas Typisches ansehen und in das, was die normalen darbieten, hineinkonstruieren.

HEIDENHAIN hat gegen meine frühere Kritik seiner Auffassung folgende sachlichen Einwände erhoben. Er führt zunächst aus (S. 266), daß ich, vermutlich wegen Flüchtigkeit beim Lesen, schon das Thatsächliche seiner Befunde nicht richtig wiedergegeben hätte. Ich hätte jedes Körperchen des sog. Mikrocentrums als ein Centrosoma in Anspruch genommen, während er ausdrücklich angegeben habe, daß er im Stadium der Anaphase öfter in jedem Pole zwei Centrosomen gefunden habe. Es müßte also nicht ein, sondern 2 solche Körperchen ein Centrosom in meinem Sinne vorstellen. — Wenn hier ein Irrtum unterlief, so kann ich die Schuld daran nur meinem Gegner zuschieben. Das Wort „öfter“,

so gebraucht, wie HEIDENHAIN es in fraglichem Zusammenhang thut, bedeutet: in einer nicht gerade kleinen, aber immerhin in einer Minderzahl der beobachteten Fälle. Ich hatte also volles Recht, als den typischen Fall anzunehmen, daß die Centrosomen der vielpoligen Teilungsfiguren bei der Rückkehr in den Ruhezustand einzeln vorliegen [1]). Ich konnte aber diese Einzelheiten deshalb völlig außer Betrachtung lassen, weil durch sie, wie sie sich bei genauerem Studium auch herausstellen mögen, an meiner Argumentation gar nichts geändert wird. Ich habe behauptet: das HEIDENHAIN'sche Mikrocentrum der Riesenzellen ist nichts anderes als ein Centrosomenhaufen. Ob es nun ein Haufen von Einzelcentrosomen oder von Doppelcentrosomen oder von solchen Gebilden ist, wie HEIDENHAIN sie in den Lymphocyten findet, ist ganz irrelevant. Ja, noch mehr, wenn in dem Haufen immer je 2 (oder 3) Körperchen zu einer Einheit verbunden sind, so tritt der Charakter des ganzen „Mikrocentrums" als eines bloßen Haufens nur noch klarer hervor [2]).

HEIDENHAIN glaubt, meine Beweisführung dadurch widerlegen zu können, daß er sagt: Das Element, aus dem jede Zweiergruppe zusammengesetzt ist, ist das gleiche, aus dem der ganze Haufen zusammengesetzt ist; also muß der Haufen das Gleiche sein — wenn auch nicht vollkommen, wie er jetzt einräumt — was die Zweiergruppe ist; stellt diese in gewissem Sinne eine Einheit dar, so thut es auch die große Anhäufung von solchen Gruppen, wie die Riesenzelle sie enthält. — Wie falsch diese Argumentation ist, zeigt ein einfaches Beispiel. Wenn man zahlreiche gleichalterige, von ihrer Dotterhaut befreite Seeigel-Eier auf dem Zweizellen-Stadium in dichte Berührung bringt, so kann man bei schwacher Vergrößerung, welche nichts von der inneren Struktur erkennen läßt, nicht mehr sagen, welche zwei zusammengehören. Nach der Art, wie HEIDENHAIN die „Mikrocentren" der

1) Ueberdies stellen sich nach HEIDENHAIN's eigenen Angaben Centrosomen, die er als zweiteilig ansehen zu müssen glaubt, in Eisenhämatoxylin nicht selten als einheitliche schwarze Kugeln dar, was er dann eine „Verklumpung" nennt.

2) Damit erledigt sich auch HEIDENHAIN's Behauptung (S. 263), der Gegensatz, in den ich die Mikrocentren der Riesenzellen zu denen der Leukocyten stelle, sei in der Weise von mir erschlichen, daß ich die gleichen Körperchen in den Leukocyten Centriolen, in den Riesenzellen Centrosomen nenne. Wer meine Einwendungen aus meiner eigenen Arbeit kennt, wird wissen, was er von dieser Behauptung zu halten hat.

Riesenzellen beurteilt, wäre dieser Haufen zweizelliger Eier im wesentlichen das Gleiche wie *ein* zweizelliges Ei. Der Haufen besteht ja in der That aus den gleichen Elementen wie die „Zweiergruppe". Hier ergiebt sich eben, daß nicht der momentane, dem Auge sich darbietende Zustand, sondern die *Geschichte* für die Beurteilung maßgebend ist. *In welcher Weise die fragliche Ansammlung entstanden ist und vor allem, was aus ihr wird*, das ist die Frage. Wie nun der Haufen zweizelliger Eier, sowohl wenn man ihn auseinanderfallen, als wenn man ihn sich weiterentwickeln läßt, zeigt, daß er aus lauter unter einander gleichwertigen, selbständigen Gebilden besteht, die gar nichts mit einander zu thun haben, so zeigt sich ein Gleiches an den Centrosomen, welche die „Mikrocentren" der Riesenzellen zusammensetzen. In Vorbereitung zur Zweiteilung (vielleicht in Knospung) kommen sie, jedes einem Spindelpol entstammend, aus den multipolaren Mitosen, in diesem Zustande überdauern sie die Zellenruhe, bei der Vorbereitung zum nächsten mitotischen Prozeß spaltet sich jedes in 2 (vielleicht unter Umständen 3) Stücke, von denen jedes einen neuen Pol bildet, und wieder in Vorbereitung zu neuer Teilung kehren sie, in — ungefähr — doppelter Anzahl, in die Zellenruhe zurück. Es ist dies, wenn auch nicht so klar zu verfolgen und vielleicht mit gewissen Unregelmäßigkeiten, der gleiche Prozeß, den ich an Seeigel-Blastomeren verfolgt habe (19), die infolge gewisser Störungen bei ihrer Entstehung zwar ein Centrosoma, aber keinen Kern erhalten hatten. Das Centrosom teilt sich hier, wie in einer normalen Blastomere, in 2 Tochtercentrosomen, die sich wie die Pole einer Spindel gegenüberstehen, aber es erfolgt wegen Mangels an Kernsubstanz keine Zellteilung. Die beiden Sphären bilden sich zurück, wie wenn die Zellteilung eingetreten wäre, jedes Centrosom teilt sich nach einiger Zeit wieder, wir haben nun 4 Centrosomen, jedes von seiner Sphäre umgeben, dann 8, 16 u. s. w. Ein Unterschied liegt nur darin, daß in meinem Falle die jeweils vorhandenen Centrosomen ungefähr an der Stelle, wohin sie während der höchsten Entfaltung ihrer Sphäre zu liegen kamen, liegen bleiben, so daß sie auf späteren Stadien, wo ihrer viele gebildet sind, die ganze Protoplasmamasse ziemlich gleichmäßig durchsetzen, während sie in den Riesenzellen des Knochenmarkes eine gewisse Neigung zeigen, sich im Mittelpunkte der ruhenden Zelle anzusammeln. Daß durch diese Anhäufung nicht eine höhere Einheit hergestellt wird, geht schon aus den späteren Schicksalen

der daran beteiligten Centrosomen hervor; noch besser aber dokumentiert sich das Nebensächliche dieser Anhäufungen durch die außerordentlichen Variationen, die HEIDENHAIN in der Anordnung und Dichte derselben gefunden hat[1]).

So konnte ich schon früher (17, S. 67) sagen, daß an diesen sog. Mikrocentren der Riesenzellen nichts vorhanden sei, „was auf irgend eine Zusammengehörigkeit zu einer Einheit schließen ließe, sei es durch eine nachweisbare Verknüpfung, sei es durch irgend eine alle Körperchen umfassende, nur von einer Einheit ausgehbare Wirkung“.

HEIDENHAIN hat zur Widerlegung dieses Satzes nochmals auf das Auftreten gemeinschaftlicher Strahlenfiguren und konzentrischer (?) Protoplasmaschichtung im Umkreis seiner Mikrocentren hingewiesen. Er übersieht dabei, daß ein Haufen von gleichartigen und in keiner Weise zu einer höheren Einheit verbundenen Gebilden in mancher und speciell physikalischer Hinsicht genau die gleiche Wirkung ausüben kann wie das Einzelgebilde. Protozoen, die irgend ein Reiz zu einem Haufen versammelt hat, werden in ihrem gemeinsamen Umkreis genau die gleiche Erscheinung einer konzentrischen Sauerstoffabnahme bewirken, wie ein einziges solches Tierchen. Oder um ein anderes Beispiel anzuführen: wie das einzelne frische Seeigel-Ei bei Spermazusatz alsbald von einer dichten Spermatozoensphäre umgeben ist, so zeigt sich die gleiche Erscheinung an einem Haufen sich dicht berührender Eier.

Was aber speciell das Phänomen der Zellenstrahlung anlangt, so ist, wie ich schon früher betont habe, das Auftreten einer zunächst einheitlich aussehenden Strahlung kein Beweis für einen einheitlichen Erreger. Dies lehren mit voller Sicherheit die bei Seeigel-Eiern häufig zu beobachtenden Fälle hochgradiger Polyspermie, wobei es vorkommt, daß 2 oder mehrere Spermaköpfe

---

1) Nachdem HEIDENHAIN gezeigt hat, daß das Centrosoma der Leukocyten eine Tendenz hat, den Mittelpunkt des Zellkörpers einzunehmen, wird man annehmen müssen, daß den Anhäufungen der vielen Centrosomen einer Knochenmarksriesenzelle im Zellenmittelpunkt die gleiche Ursache zu Grunde liegt. Da nun in diesem letzteren Falle nicht angenommen werden kann, daß jedes Centrosom mit der ganzen Zellenoberfläche durch gleich lange Radien verknüpft ist und also die Anhäufung der Centrosomen im Mittelpunkt der Zelle unmöglich auf dem sog. „Spannungsgesetz“ beruhen kann, so ist damit ein neuer gewichtiger Einwand gegen die Zulässigkeit dieser Erklärungsweise auch für die Leukocyten gegeben.

dicht nebeneinander liegen. Sind dieselben so gelagert, daß sie ihre Centrosomen einander zukehren, so erregen diese gemeinsam ein mehr oder weniger einheitliches Radiärsystem. Schon bei O. und R. HERTWIG (66) sind in Fig. 2 (Taf. VII) und Fig. 19 (Taf. II) Fälle dieser Art im Umkreis nahe benachbarter Spermaköpfe abgebildet; ich selbst habe ganz ähnliche Zustände im Leben und an Schnitten gesehen. Wenn dies aber schon bei 2 oder 3 Centrosomen möglich ist, wie viel mehr muß es der Fall sein, wenn mehr als hundert solche Körperchen dicht zusammengelagert sind. Das Wichtige für die Beurteilung solcher Strahlungen, welche mehrere selbständige Centrosomen umfassen, ist dieses, daß dieselben nicht als „Kinosphären"[1]) zur Bildung karyokinetischer Figuren führen. Vielmehr werden sie, indem die erregenden Centrosomen sich teilen und alle dadurch gebildeten Tochtercentrosomen sich voneinander entfernen, aufgelöst, und es bildet sich um jedes vorhandene Centrosom eine Kinosphäre aus; jedes Centrosom für sich wird zu einem karyokinetischen Pole. Wie dies in den soeben erwähnten Fällen von Polyspermie verfolgt werden kann, so gilt es nach HEIDENHAIN's eigenen Befunden für die Riesenzellen des Knochenmarkes. Einzig die Zahl und Teilungsart der beim letzten mitotischen Prozeß vorhandenen Centrosomen ist maßgebend für die Zahl der Pole im nächstfolgenden; ob die Centrosomen in der Zwischenzeit sich in der Mitte die Zelle angesammelt haben oder weit zerstreut liegen, ist ohne jede Bedeutung.

Wenn daher HEIDENHAIN schließlich fragt, worin sich denn überhaupt die Einheit des fraglichen Mikrocentrums dokumentieren solle, wenn nicht durch die von ihm beobachteten Erscheinungen, so ist darauf zu antworten: Wenn der aus mehr als 100 zusammenrückenden Centrosomen entstandene Haufen sich z. B. in 2 Hälften teilen würde, von denen jede zu einem Pole einer normalen Teilungsfigur würde, dann müßte der ganze Komplex als eine höhere Einheit angesehen werden.

Doch etwas derartiges existiert weder hier, noch, so viel wir bis jetzt wissen, in irgend einem anderen Falle. HEIDENHAIN hat zwar an verschiedenen Stellen seiner neueren Arbeiten gewisse Angaben FARMER's (37) ins Feld geführt, durch welche angeblich seine Auffassung vollkommen bestätigt, die meinige aufs schlagendste widerlegt wird. FARMER soll nachgewiesen haben, daß sich bei

---

1) Vgl. bezüglich dieses Ausdruckes die Erörterungen auf S. 123.

der Sporenbildung von Fossombronia in jeder Zelle zunächst vier Centren finden, die sich paarweise vereinigen, so daß eine typische zweipolige Figur entsteht. Die Vereinigung mehrerer Centralkörperchen zu einer höheren Einheit sei damit erwiesen. — Untersucht man die in Betracht kommenden Bilder FARMER's, so ist zunächst nicht zu verstehen, wie dieser Autor selbst zu den Schlüssen gelangen konnte, die er gezogen hat. Eine vierpolige Anlage der Teilungsfigur ist in keiner seiner Abbildung auch nur andeutungsweise zu sehen. Manche Figuren deuten auf drei Pole. Doch haben alle diese Figuren, speciell Fig. 2, 3 und 8, Merkmale an sich, welche die Vermutung nahe legen, daß von Anfang an nur zwei Pole vorhanden und in den eigentümlichen dreilappigen Figuren Bildungen gegeben sind, welche der „figure ypsiliforme" entsprechen, die VAN BENEDEN (4) bei der Entstehung der I. Richtungsspindel von Ascaris beschrieben und in Abbildungen veranschaulicht hat, welche zu einer jeden der FARMER-schen Figuren ein völlig entsprechendes Gegenstück liefern. Auch Bilder, wie sie HARPER (52, Taf. XI, Fig. 4) von Erysiphe gegeben hat, dürften auf die Bedeutung der FARMER'schen Abbildungen einiges Licht werfen. — Von einem Nachweis, daß die 2 definitiven Spindelpole durch Verschmelzung je zweier ursprünglicher Pole entstehen, fehlt jede Spur, und FARMER sagt selbst, daß er den Prozeß dieser Verschmelzung nicht gesehen habe. Endlich muß es als sehr fraglich bezeichnet werden, ob in diesen Zellen überhaupt Centralkörperchen vorkommen; FARMER's Angabe daß in der Sphäre oft ein winziges Körnchen unterscheidbar ist, von welchem er annehme, daß es ein Centrosom sei, wird kaum als ein Beweis anzusehen sein.

Mit diesen Einwendungen möchte ich nicht den FARMER'schen Untersuchungen zu nahe treten; kein Beobachter kann mehr erkennen, als sein Objekt darbietet. Auf welchen Fundamenten aber ruht die HEIDENHAIN'sche Lehre, wenn diese FARMER'schen Beobachtungen bei jeder Gelegenheit (55, 57, S. 207, 252, 269, 270) seine ultima ratio darstellen! —

HEIDENHAIN hat nun neuerdings (55) für seine Mikrocentren-Lehre noch ein drittes Objekt beigebracht: in Entartung begriffene vielkernige Riesenzellen unbekannter Herkunft, welche er in einer mesenterialen Lymphdrüse eines Kaninchens aufgefunden hat. Das „Mikrocentrum" soll hier aus einer verschieden großen Zahl, bis etwa 50 Centralkörpern bestehen, die durch eine Zwischenmasse verbunden sind. Die einzelnen

Centralkörper des gleichen Mikrocentrums können verschieden groß und verschieden stark gefärbt sein. Gewöhnlich ist nur ein Mikrocentrum vorhanden, doch können es auch mehrere (bis zu acht) sein. — Welche Bedeutung dieses Objekt für die Erkenntnis der cellulären Centren beanspruchen kann, dafür seien einige Angaben HEIDENHAIN's über dasselbe angeführt. Die fraglichen Riesenzellen sind (S. 225) „in zweifacher Hinsicht pathologischer Natur". Sie sind „erstlich auf Grund eines pathologisches Prozesses . . . entstanden, und zweitens sind zwar nicht alle, aber viele von ihnen in cellulärer Degeneration begriffen". Niemals wurde (S. 229) weder eine direkte noch eine indirekte Kernteilung oder auch nur Spuren einer solchen an diesen Zellen wahrgenommen; viele zeigen „die deutlichen Erscheinungen des inneren Verfalls".

Ich habe im Abschnitt A dargelegt, wie leicht zerstörbar die Centrosomen sind, so daß ich fast bei allen mir bekannten Objekten einzelne Fälle von körnigem Zerfall beobachtet habe, der zu genau den gleichen Bildern führt, die HEIDENHAIN an den fraglichen Riesenzellen gefunden hat. Wenn man nun bedenkt, daß dieser körnige Zerfall in Zellen auftreten kann, die in jeder Beziehung dem Zustand einer normalen gesunden Zelle viel näher stehen, als das in Rede stehende Objekt, so wird kaum ein Zweifel möglich sein, wie diese „Mikrocentren" und „Centralkörper" zu deuten sind. Ihr Verhältnis zur Struktur und Vermehrung der Centrosomen ist das gleiche, wie das eines im Absterben zerfallenden Eies zum Furchungsprozeß. Mehr ist darüber nicht zu sagen.

Damit haben wir die sämtlichen Grundlagen der HEIDENHAIN'schen Mikrocentren-Theorie und also auch diese Theorie selbst kennen gelernt; über ihre Berechtigung im Ganzen brauche ich dem Gesagten nichts mehr hinzuzufügen.

Kapitel VI.

Das Centrosom als cyklisches Gebilde. Zur Theorie der Centrosomenwirkung bei der Zellteilung.

Im vorigen Kapitel glaube ich bewiesen zu haben, daß die normale Succession karyokinetischer Teilungen in den mit Centrosomen ausgestatteten Zellen darauf beruht, daß ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes Centrosom sich aktiv zweiteilt, worauf die beiden so gebildeten Centrosomen vermöge der ihnen

innewohnenden Eigenschaften eine Kern- und Protoplasmateilung zwischen sich bewirken, so daß jede Tochterzelle ihre Existenz wieder mit einem Centrosom beginnt und nun der gleiche Vorgang sich wiederholt. Es fragt sich nunmehr, welche Eigenschaften den Centrosomen zukommen, um diesen Parallelismus, der für die Lebensfähigkeit des von einer Zelle abstammenden oder abhängigen Organismenteiles notwendig ist, zu sichern; um zu garantieren, daß das Centrosom nicht wirkt, ohne sich geteilt zu haben, und daß es sich nicht wiederholt teilt, ohne dazwischen seine Wirkung zu entfalten, in welch beiden Fällen pathologische Zustände entstehen würden. Vor allem ist zu ermitteln, ob die Centrosomen selbst diese notwendige Fixierung ihrer Zahl beherrschen, oder ob dieselbe von anderen Teilen der Zelle abhängig ist.

Diesen Fragen sollen die folgenden Betrachtungen gewidmet sein. Die Ueberschrift verspricht vielleicht mehr, als die folgende Analyse leistet; denn diese soll von einer allgemeinen Theorie der Centrosomenwirkung nur eine Seite behandeln. Hierüber mögen noch ein paar Worte vorausgeschickt werden. Die Beziehung der Centrosomen zur Kern- und Protoplasmateilung ist nicht eine direkt mechanische, in der Weise etwa, wie ein zusammenschnurrender Ring ein in ihm eingelagertes Gebilde zerteilen würde, sondern sie liegt darin, daß die Centrosomen Vorgänge im Kern und Protoplasma veranlassen, welche zu einer geregelten Halbierung und Verteilung des Kernmaterials und im Zusammenhang damit zu einer entsprechenden Zweiteilung des Zellkörpers führen. Eine Theorie der Centrosomenwirkung würde also zweierlei zu umfassen haben: 1) die Natur dieser Einwirkung an sich, 2) die in den Eigenschaften des Centrosoms begründete Regelung dieser Einwirkung, der Art, daß sie zu einer normalen Teilung führen muß; gleichgiltig, worauf sie beruht. Ueber die erste Seite, vor allem also über die Frage, auf welchen Eigenschaften der Centrosomen die Bildung und eventuell die weitere Beeinflussung der Kinosphären beruht, jenes Mediums, vermittelst dessen die Centrosomen ihre wichtigsten, vielleicht alle ihre Wirkungen in der Zelle bethätigen, enthalten die folgenden Betrachtungen nichts, denn hierüber wissen wir noch nichts, außer daß die Strahlungen durch irgend eine Einwirkung der Centrosomen auf die Umgebung veranlaßt werden. Was die einmal gebildeten Strahlen leisten, darüber ist ja bereits manches sehr Wichtige ermittelt, doch gehört dies nicht in eine Theorie der Centrosomenwirkung. Was uns im folgenden beschäftigen wird, ist also lediglich die Frage, welche Eigenschaften

die Centrosomen besitzen, um ihre Wirkung auf Kern und Protoplasma so auszuüben, daß eine Succession von normalen Teilungen gewährleistet wird.

Eine Untersuchung hierüber scheint vielleicht von sekundärem Interesse zu sein, und doch ist sie es nicht. Denn die Bedeutung der Centrosomen für die Zellteilung ist viel weniger eine direkt mechanische als eine regulatorische. Nach Erfahrungen, wie den von MORGAN (85) mitgeteilten — und ähnliche habe ich selbst gemacht — dürfte es kaum zweifelhaft sein, daß die Fähigkeit, sich in Stücke durchzuschnüren, dem Protoplasma auch solcher Zellen, die Centrosomen besitzen, ohne Beteiligung dieser Körperchen eigen ist. Der Mechanismus der Protoplasmateilung, vielleicht in lokaler Veränderung der Oberflächenspannung beruhend, liegt demnach im Protoplasma selbst; was die Centrosomen dabei bewirken, ist meiner Meinung nach nur dieses, daß dieser Mechanismus in einem bestimmten Zeitpunkte, nämlich im Anschluß an die Kernteilung, und an einem bestimmten Orte, nämlich in der Mitte zwischen den beiden Tochterkernen, in möglichst exakter Weise zur Thätigkeit gebracht wird. Aehnlich ist es mit der Kernteilung. Man braucht nur die Tafeln zu betrachten, die in den von STRASBURGER und seinen Schülern herausgegebenen Cytologischen Studien (98) enthalten sind, um sich zu überzeugen, daß der zweipolige Fadenapparat, der die geregelte Verteilung der Chromosomen leitet, in gewissen Zellen ohne Centrosomen, ja ohne etwas irgend damit Vergleichbares, in einer fundamental anderen Weise, entsteht. Auch hierbei sind also die Centrosomen nichts überhaupt Unerläßliches, sondern offenbar nur das beste Mittel, um die Bipolarität der Teilungsfigur in einfachster und exaktester Weise herzustellen und die Kernteilung räumlich und zeitlich aufs genaueste mit der Zellteilung zu verbinden. Ich möchte sagen: die Teilung mit Centrosomen ist die eleganteste Lösung einer Aufgabe, die auch auf andere und wohl mehrfach andere Weise gelöst werden kann [1]). Bei dieser wesentlich regulatorischen Bedeutung der Centrosomen ist die Frage, auf welchen Eigenschaften die exakte Regelung ihrer Wirkung beruht, im Grunde das Kardinalproblem ihrer Funktion. Einstweilen wird sich darüber Folgendes sagen lassen.

Das Centrosom ist nicht ein Körperchen mit stets gleichen Eigenschaften, sondern ein cyklisch sich veränderndes Gebilde [2]).

1) Wenn auch nicht in der gleichen Zellenart.
2) Vgl. Zellen-Studien, II, S. 90/91, 186/187.

Wenn dies auch an vielen Objekten ihrer Kleinheit wegen kaum oder gar nicht nachweisbar ist, so lassen dagegen die großen Zellen, wie die Ovocyten, Eier und ersten Furchungszellen, diese höchst wichtige Thatsache aufs klarste erkennen. Größe, Form, Struktur und Reaktion der Centrosomen ändern sich successive in gesetzmäßiger Weise, und es vollzieht sich so in jeder Zelle ein Kreislauf, der sich in den Tochterzellen genau ebenso wiederholt. Mit diesem Wandel in den Eigenschaften der Centrosomen gehen streng parallel Veränderungen in der Zellsubstanz, die sich besonders in der Entstehung, Um- und Rückbildung der Sphären äußern, Veränderungen, die also in ihrem Verlauf in irgend einer Weise an den Kreislauf der Centrosomen gebunden erscheinen.

Daß der Umbildungskreis der Centrosomen nicht eine Wiederspiegelung cyklischer Veränderungen ist, die sich primär in der Zellsubstanz oder im Kern abspielen, dafür haben wir den sichersten Beweis in dem von mir (19) an einer großen Zahl von Exemplaren beobachteten Falle, wo eine primäre Blastomere eines Seeigel-Eies (genauer: eines Eibruchstückes) nur ein Centrosoma, aber keinen Kern erhalten hatte. Ohne daß es hier zu einer Teilung der Protoplasmamasse kommt, vermehrt sich das Centrosoma von 1 auf 2, von 2 auf 4, von 4 auf 8 u. s. w., wobei alle sonst zu beobachtenden Erscheinungen des Centrosomencyklus: Wachstum, Abplattung, Reduktion, und auch die Begleiterscheinungen in der Zellsubstanz ganz ebenso durchlaufen werden, wie bei einer normalen Furchung. Daß dieser Kreislauf nicht vom Kerne abhängt, ist damit unmittelbar bewiesen; aber auch daß eine cyklische Veränderung im Protoplasma das primum movens sei, ist nicht denkbar. Denn centrosomenlose Protoplasmastücke machen einen solchen sich rasch wiederholenden Kreislauf von Veränderungen, wie er hier zu postulieren wäre, nicht durch.

Wenn ich diese somit als autonom erkannte Succession von Veränderungen des Centrosoms einen cyklischen Prozeß nenne, so soll damit ausgedrückt sein, daß das Centrosom bei seiner Umbildung nicht an irgend einem Punkte Halt machen und von da rückläufig auf einen früheren Zustand zurückgehen kann; sondern es liegt offenbar in seiner Konstitution, sich nur in einer bestimmten Richtung zu verändern, um als Endpunkt dieses Weges den Ausgangspunkt wieder zu erreichen, worauf der gleiche Cyklus von Neuem anhebt.

Mit diesem Cyklus ist nun, wenn auch nicht unlösbar, so doch sehr fest die Einrichtung verknüpft,

daß auf einer gewissen Stufe eine Zweiteilung sich einleitet, so daß das Centrosoma seinen Ausgangspunkt nicht mehr als **ein** Körperchen, sondern **verdoppelt** wieder erreicht.

In den beiden konstatierten Momenten, der cyklischen Veränderung und in der mit jedem Cyklus verbundenen Zweiteilung sind diejenigen zwei Fundamentaleigenschaften der Centrosomen ausgesprochen, in denen das Gesetzmäßige ihrer Wirkung begründet ist. Die Qualitätenänderung, die wir oben konstatiert haben, läßt uns verstehen, daß das Centrosoma nicht in allen Stadien seiner Existenz befähigt ist, die zur Erregung des Protoplasmas, vielleicht auch des Kernes, nötige Wirkung die wir während der karyokinetischen Prozesse beobachten, auszuüben, sondern daß es diese Fähigkeit auf einem bestimmten Punkte seines cyklischen Entwickelungsganges gewinnt, um sie nach einer gewissen Zeit wieder zu verlieren. Und da nun jedes Centrosom diesen bestimmten Punkt nur einmal erreicht, indem mit jedem Cyklus eine Zweiteilung verbunden ist, so folgt, daß jedes Centrosom während seiner Existenz nur einmal eine „kinetische" Periode durchläuft oder, wie schon im Kapitel III konstatiert, nur eine Kinosphäre erzeugt; die nächste kinetische Periode betrifft bereits seine beiden Tochtercentrosomen.

Dieser Satz wird, abgesehen von dem, was der normale Verlauf unmittelbar lehrt, am klarsten durch Versuche illustriert, die ich 1896 (23) mitgeteilt habe und die darauf ausgehen, die Wirkung des Centrosoms, soweit sie sich in der Durchschnürung des Protoplasmas äußert, bis nach Ablauf seiner kinetischen Periode hintanzuhalten und den weiteren Verlauf zu verfolgen. Es sind verschiedene Möglichkeiten vorhanden, um eine solche Lähmung zu erzielen; Kälte, Pressung und chemische Agentien kommen in Betracht. Hier seien nur die Abkühlungsversuche kurz besprochen. Abkühlung geringeren Grades scheint bei Zellen. die in Teilung begriffen sind, nichts weiter zu bewirken, als Stillstand aller Prozesse, ohne daß eine Veränderung der Strukturen eintritt. So kann man Eier von Ascaris durch Versetzen in eine Temperatur von ca. + 4° auf Tage und Wochen auf dem gerade erreichten Furchungsstadium erhalten; ihr Aussehen bleibt dabei das gleiche. Sowie man sie wieder in eine ihnen zusagende Temperatur bringt, geht die Entwickelung ungestört da weiter, wo sie unterbrochen worden war. Stärkere Abkühlung auf — 2 bis 3° hat dagegen, wie O. Hertwig (61) für Seeigel-Eier festgestellt hat, vollständige

Rückbildung der Strahlung zur Folge, also eine Zerstörung der Struktur, welche von den Centrosomen hervorgerufen wird und vermittelst deren sie auf die Teilungsvorgänge einwirken; beim Wiedererwärmen stellt sich die Einwirkung der Centrosomen auf das Protoplasma wieder her, die Strahlungen erscheinen wieder. Auf Grund unserer vorausgehenden Betrachtungen ist nun zu erwarten, daß der weitere Verlauf bei diesen Experimenten ein verschiedener sein muß je nach dem Zeitpunkt, in welchem man die von den Centrosomen hervorgerufenen Strukturen zum Verschwinden bringt. Geschieht dies während der kinetischen Periode so werden die Centrosomen bei der Wiederherstellung ihrer Beziehungen zum Protoplasma die rückgebildeten Kinosphären wieder erzeugen können und der Teilungsvorgang wird normal ablaufen; wirkt dagegen die Kälte nach Ablauf der kinetischen Periode der Centrosomen, aber bevor die Wirkung auf das Protoplasma, die während dieser Periode eingetreten ist, zur Zellteilung geführt hat, so wird eine nochmalige Entstehung der zur Teilung führenden Protoplasmaanordnung nicht möglich sein und die Zellteilung ausbleiben müssen. Die Versuche bestätigen diese Erwartung. Brachte O. Hertwig Eier vor der Kernauflösung oder auf dem Spindelstadium in die Kältemischung und dann wieder in Zimmertemperatur, so erfolgte eine normale Zweiteilung. Eier dagegen, in denen ich kurz vor oder während der Protoplasmadurchschnürung durch Einwirkung der Kälte Rückbildung ihrer Sphären veranlaßte, brachten es nach dem Wiedererwärmen in keinem Fall zur Teilung. Selbst da, wo die Furche fast schon durchgegangen war, bildet sie sich wieder zurück und es spielen sich nun in dem einheitlich gebliebenen Ei genau die gleichen Prozesse ab, die normaler Weise auf die beiden primären Blastomeren geschieden sind, so daß also nach einiger Zeit 4 Centrosomen und 4 Sphären gebildet sind, die eine im einzelnen verschiedene, unter allen Umständen aber pathologische Teilung bewirken.

Daß ein solches Experiment mit diesem Erfolg möglich ist, beruht darauf, daß, wie schon mehrfach betont, die Wirkung der Centrosomen bei der Zellteilung eine indirekte ist. W. His spricht in seinen sehr anregenden Betrachtungen über die Beziehungen der Centrosomen zu den Sphären (68, S. 443) von Ringwellen, die sich um die Centrosomen ausbreiten, immer weitere Kreise beschreiben und allmählich der Zellenoberfläche zustreben. Dieses Bild ist ganz geeignet, um die Thatsache der zeitlichen Dif-

renz zwischen der unmittelbaren Wirkung der Centrosomen und der Endwirkung der von ihnen ausgelösten Vorgänge klar zu machen; bis die Welle ausgelaufen ist und ihre Wirkung zu Ende gebracht hat, kann der Wellenerreger schon geschwunden sein oder seine Fähigkeit der Wellenerzeugung verloren haben. So ist es ja auch zu erklären daß die beiden Centrosomen einer mitotischen Figur sich bereits vor Beginn der Zelldurchschnürung teilen können, ohne daß hierdurch eine Störung entsteht. Denn ehe die von den 4 neuen Centrosomen ausgehenden Wellen ihre Wirkung entfalten können, sind die von den beiden Muttencentrosomen hervorgebrachten Wellen mit ihren Leistungen zu Ende gekommen, d. h. die Zelle ist in 2 Tochterzellen geteilt, deren jede 2 vor oder in ihrer kinetischen Periode stehende Centrosomen besitzt.

Wir dürfen also sagen: muß die kinetische Phase in dem Kreislauf des Centrosoms vorübergehen, ohne daß die von ihm ausgelösten Vorgänge, welche mit der Zellteilung endigen, diese ihre normale Wirkung bethätigen können, so ist dieses nämliche Centrosoma nicht befähigt, noch einmal auf seinen kinetischen Zustand zurückzukehren; es kann in dieser Zelle nicht noch einmal eine zweipolige mitotische Figur entstehen, sondern nur eine vierpolige, weil erst die nächste Centrosomengeneration wieder zur Erzeugung von Kinosphären befähigt ist.

Was nun die Einrichtung anlangt, daß zu jedem Centrosomencyklus eine Zweiteilung gehört, so läßt sich diese Verknüpfung nach dem, was wir über die Vorgänge bei der Centrosomenteilung wissen, noch etwas näher analysieren. Wir haben gesehen, daß die Teilung des Centrosoms vorbereitet wird durch eine Zweiteilung des zunächst einfachen Centriols. Die beiden Tochtercentriolen repräsentieren die Mittelpunkte für die beiden zu bildenden Tochtercentrosomen; und so wenig wir über die dynamischen Beziehungen hierbei aussagen können, so werden wir doch kaum fehl gehen, wenn wir die Verdoppelung des Centriols als die Bedingung für die Zweiteilung des Centrosoms betrachten. Ist dies aber richtig, so können wir die cyklische Wiederkehr der Centrosomenteilung genauer so formulieren: In den Kreislauf des Centrosoms fällt regulärer Weise eine Zweiteilung des Centriols, und zwar, wie die Beobachtung lehrt, erfolgt dieselbe, ehe das Centrosom in seine akinetische Phase eintritt oder spätestens während derselben. Durch die Wirkung, welche die beiden Tochter-

centriolen ausüben, wird dann während dieser akinetischen Periode die Zweiteilung des Centrosoms herbeigeführt, so daß dasselbe vor Erreichung der nächsten kinetischen Periode verdoppelt ist.

Würde die Teilung des Centriols abnormer Weise unterbleiben, so würde nach dieser Auffassung das Centrosom als das gleiche einheitliche Körperchen seinen inaktiven Zustand erreichen, das es vorher war, es würde ungeteilt in den nächsten Cyklus eintreten und eine monocentrische karyokinetische Figur erzeugen. Ich habe in der That Fälle beobachtet, welche dieser Forderung entsprechen. Bei meinen nicht veröffentlichten Untersuchungen über die Spermatogenese des Flußkrebses, mit denen ich in den Jahren 1885 und 1886 beschäftigt war, sind mir 2 Fälle von monocentrischen Mitosen vorgekommen, von denen ich einen in Fig. 37a und b (Taf. III) wiedergebe. Die Zellen waren durch vorsichtiges Zerklopfen der Hodenacini isoliert worden. Die Methode hat den Vorzug, daß die Zellen gedreht werden und so jeder Zweifel über die Anordnung der Teile ausgeschlossen werden konnte. Ueberdies möchte ich glauben, daß man auf Schnitten diese Art von Abnormitäten nur schwer entdecken würde. Die beiden Fälle stimmen vollkommen mit einander überein. In beiden enthält die Zelle nur ein Centrosom, welches ungefähr den Mittelpunkt einnimmt. Von ihm gehen nach allen Richtungen annähernd gleich lange Fädchen aus, an denen die in Form einer Kugelschale angeordneten Chromosomen befestigt sind. Durch Zertrümmern der einen Zelle konnten einzelne Chromosomen mit ihrer Faser isoliert werden. Ob zwischen diesen Fädchen, die den Spindelfaserhälften einer normalen Mitose entsprechen, noch andere verliefen, vermag ich nicht mehr festzustellen, doch gingen sie jedenfalls nicht über die Chromosomenschicht hinaus. Die etwa 100 Chromosomen — es ist dies die typische Zahl in den Spermatocyten — sind ringsum ziemlich gleichmäßig in der Kugelfläche verteilt, wie dies aus den beiden um 90° gegeneinander gedrehten Ansichten ersichtlich ist.

Die Bedeutung dieser eigenartigen Vorkommnisse für die Auffassung der karyokinetischen Figur soll an einem anderen Orte besprochen werden. Hier genügt es, auf die Existenz solcher Fälle aufmerksam zu machen, welche beweisen, daß zur Entstehung der mitotischen Figuren nicht eine Zwei- oder Mehrpoligkeit notwendig ist, sondern daß auch das einzelne Centrosom, sobald es in seine Aktivitätsperiode eintritt, für sich allein alles das hervorruft, was sonst jeder Pol einer dicentrischen oder

polycentrischen Figur erzeugt. Auch die Halbspindeln und „Fächerkerne", die R. HERTWIG (64) bei der Entwickelung des unbefruchteten Seeigel-Eies gefunden hat, dürften in dieser Weise zu deuten sein.

Dem Unterbleiben der Teilung des Centriols, wie es für die eben besprochenen Fälle vorausgesetzt wurde, würde gegenüberstehen eine Mehrteilung desselben, welche dann zu einer simultanen Mehrteilung des Centrosoms führen würde. Ob solche Fälle wirklich vorkommen, ist noch nicht sichergestellt, wenn auch gewiß sehr wahrscheinlich. Besonders die nicht selten zu beobachtenden dreipoligen Figuren dürften in dieser Weise zu erklären sein. Andere Fälle mehrpoliger Teilungsfiguren dagegen entstehen, wie nachgewiesen, durch Unterdrückung der Protoplasmateilung bei regulärem Ablauf aller sonstigen Prozesse, wodurch Centrosomen, die auf verschiedene Zellen verteilt sein sollten, in einer Zelle zusammenbleiben.

Bei manchen Arten der Zellvermehrung, so bei der Furchung, scheinen die einzelnen Centrosomen-Cyklen ohne Hemmung auf einander zu folgen, so daß eine Phase ohne Stillstand in die andere übergeht. In der Regel dagegen steht der Cyklus in einem gewissen Punkte still, um erst auf einen Reiz von Seiten der Zellsubstanz weiterzulaufen. Dieser Stillstand wird naturgemäß in die Periode der Inaktivität fallen, und es scheint nach den histiologischen Befunden, daß es das Stadium ist, auf dem die Tochtercentrosomen gebildet, aber noch mit einander verbunden sind, also das Stadium des Doppelcentrosoms oder Diplosoma (ZIMMERMANN), welches den Dauerzustand der Centrosomen darstellt. In der That wird dieses unmittelbar vor der nächsten kinetischen Periode stehende Stadium dasjenige sein, welches eine ruhende Zelle zu möglichst rascher Einleitung des Teilungsprozesses befähigt, und welches wir sonach als das zweckmäßigste für den Dauerzustand ansehen dürfen.

Auf Grund vorstehender Betrachtungen möchte ich meine Auffassung von dem Verhältnis des Centrosoms zur Zellteilung in folgende Sätze zusammenfassen:

Zum Zweck der Teilung hat sich in der typischen Metazoen-Zelle in Gestalt des Centrosoms ein Apparat ausgebildet, der die

karyokinetischen Prozesse maschinenmäßig zum Ablaufen bringt. Auf gewisse, in den einzelnen Fällen jedenfalls sehr verschiedene Reize hin setzt die Zelle das gehemmte Centrosoma in Bewegung, worauf dieses in seinem Entwickelungscyklus weiterschreitet und die mit seiner Umbildung verknüpften Erscheinungen, welche wir kurz als karyokinetische bezeichnen können, hervorruft. Ob dabei die Chromatinmetamorphose direkt durch den gleichen Reiz von Seiten des Protoplasmas ausgelöst oder erst indirekt durch das Centrosom veranlaßt wird, ist noch festzustellen[1]). Bei dieser Regelung des Zellteilungsvorganges ist der Zelle als Ganzes außer der Auslösung jede weitere Einwirkung genommen. Die Beherrschung des Teilungsprozesses ist den Centrosomen so völlig überantwortet, daß der normale Verlauf der Teilung ganz auf das normale Verhalten der Centrosomen gegründet ist. Dieses normale Verhalten liegt, abgesehen von der selbstverständlichen Voraussetzung, daß die Centrosomen an sich von einer der gesunden Zelle zukommenden Beschaffenheit sind, darin, daß die zur Teilung schreitende Zelle mindestens 2 und nicht mehr als 2 vor ihrer kinetischen Periode stehende Centrosomen enthält. Bedingt aber ist dieser Zustand dadurch, daß 1) zufolge der Art, wie die Centrosomen während ihrer kinetischen Phase auf Kern und Zellsubstanz einwirken, jedes in einer Zelle vorhandene Centrosom typischer Weise einen Teil des Protoplasmas für sich als Tochterzelle abgrenzt, so daß jede entstehende Zelle ein Centrosom enthält, und daß 2) das Centrosom durch eine nicht weiter analysierbare Regulation die Eigenschaft besitzt, sich schon während oder unmittelbar nach dieser Aktivitätsperiode zur Zweiteilung vorzubereiten und vor Erreichung der nächsten kinetischen Periode zu verdoppeln, wodurch die postulierte Zweizahl hergestellt ist. Unterbleibt diese Teilung abnormer Weise, oder wird die Zelle nach der Verdoppelung des Centrosoms des einen dieser beiden Körperchen beraubt, oder enthält sie infolge irgend einer Abnormität mehr als 2 zur karyokinetischen Wirksamkeit befähigte Centrosomen, so ist sie nach allen unseren Erfahrungen nicht im Stande, diesen Mangel oder Ueberschuß zu korrigieren; vielmehr folgt jedes vorhandene Centrosom den in ihm liegenden Tendenzen, ob auch die Zelle oder ihre Abkömmlinge darüber zu Grunde gehen.

1) Vgl. Boveri (19).

Kapitel VII.

Entstehung der Centrosomen.

Die in den vorigen Kapiteln aufgestellten Sätze über die Beschaffenheit und Wirkungsweise der Centrosomen bedürfen noch einer Prüfung in Bezug auf die Ausdehnung, in der sie giltig sind. Es kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die karyokinetische Teilung nicht in allen Zellen unter Beteiligung von Centrosomen abläuft. Die Centrosomen sind sicher nicht Gebilde von der Wertigkeit der Chromosomen. Man braucht nur an die Verhältnisse bei vielen Protozoen, den meisten Pflanzen, in den Ovocyten vieler Tiere zu denken, um zu erkennen, daß es sich in den Centrosomen um Gebilde zur Erzeugung gewisser Effekte handelt, die durch andere Einrichtungen ersetzt sein können[1]; Einrichtungen, die zum Teil wahrscheinlich als Vorstufen für das Auftreten typischer Centrosomen anzusehen sind, so daß das Homologon dieser Körperchen angegeben werden kann, während andere Zellen sich von Anfang an in ganz anderen Bahnen entwickelt haben mögen[2].

Ist nun in dieser Hinsicht die Giltigkeit der Centrosomenlehre sicherlich eine beschränkte, so ist eine andere Frage die, ob eine Einschränkung der aufgestellten Sätze auch in der Richtung einzutreten hat, daß in Organismen, deren Zellteilung durch Centrosomen vermittelt wird, diese Körperchen nicht dauernde Organe, sondern vorübergehende Bildungen sind, daß sie, wenn geschwunden, in irgend einer Weise wieder neu gebildet werden, oder daß gar neben den durch Teilung sich forterbenden unter gewissen Umständen neue entstehen können. Auch bei dieser Frage werden wir aber nochmals eine scharfe Unterscheidung vorzunehmen haben.

Unter Neubildung kann man Verschiedenerlei verstehen und hat damit in Bezug auf die Centrosomen in der That 2 ganz

1) Vgl. das auf S. 155 Gesagte.

2) Mit Rücksicht auf solche Möglichkeiten habe ich schon 1888 (13, S. 9) geschrieben: „Ist es richtig, daß die ganze achromatische Figur nur als Mittel zur richtigen Verteilung der chromatischen Elemente von Bedeutung ist, dann haben diese Variationen, meines Erachtens, nichts Auffallendes. Denn es scheint mir wohl annehmbar zu sein, daß, wie bei verschiedenen Typen der vielzelligen Tiere, so auch bei verschiedenen Zellarten der gleiche Zweck hier auf diese, dort auf eine andere Weise erreicht werden könne."

verschiedene Entstehungsarten bezeichnet. Einmal bedeutet Neubildung von Centrosomen einen Vorgang, bei dem auf gewisse Reize hin an beliebigen Stellen im Protoplasma und in ganz wechselnder Zahl Gebilde auftreten, welche die Qualitäten von Centrosomen besitzen sollen. Auf der anderen Seite wird als Neubildung eine an bestimmte Teile der Zelle gebundene, in genau regulierter Weise sich vollziehende Differenzierung eines Centrosoms bezeichnet.

Die erstere Art von Centrosomenbildung wird man am besten künstliche Erzeugung nennen, sie hätte, wenn wir an die Qualitäten der Centrosomen denken, etwas vom Charakter einer Urzeugung an sich. Die zweite Art dagegen wäre zu vergleichen gewissen Prozessen, die uns besonders klar an einzelligen Organismen entgegentreten und für die ich als Beispiel eine Thatsache aus den Lebenserscheinungen von Paramaecium anführen will. Wie R. Hertwig gezeigt hat, geht das Cytostom dieses Infusoriums durch eine Art von Teilungsprozeß auf die beiden Tochtertiere über, es vererbt sich also regulärer Weise wie ein durch Zweiteilung sich vermehrendes Centrosom. Geht aber einem kernhaltigen Paramaecium das Cytostom verloren, so vermag das Tier dasselbe an der richtigen Stelle neu zu bilden oder, wie wir hier sagen: zu regenerieren. In ähnlicher Weise würden wir auch die zweite oben aufgeführte Möglichkeit einer Centrosomenneubildung den Regenerationserscheinungen im allgemeinsten Sinne des Wortes einzureihen haben.

Inwieweit die beiden Möglichkeiten in der Natur verwirklicht sind, soll im folgenden untersucht werden. Da die Angaben über den ersteren Modus die Entstehung der Centrosomen in das Protoplasma verlegen, während diejenigen über den letzteren sich auf den Kern beziehen, können wir dieses Merkmal unserer Einteilung zu Grunde legen.

a) Neubildung von Centrosomen im Protoplasma. Künstliche Astrosphären.

Alle Argumente, welche eine Neubildung von Centrosomen im Protoplasma, bezw. einen Uebergang gewöhnlicher Protoplasma-Mikrosomen in Centrosomen darthun sollen, scheinen mir in hohem Maße anfechtbar zu sein. Der Hinweis darauf, daß Centrosomen oder Centriolen in vielen Fällen ebenso aussehen und so reagieren, wie jene indifferenten Körnchen des Protoplasmas, ist völlig hin-

fällig, wenn man bedenkt, was wir denn überhaupt von den Eigenschaften sowohl der Centrosomen und Centriolen wie jener Körnchen zu erkennen vermögen. Ich glaube, man braucht auf dieses Argument nicht weiter einzugehen. Eine genauere Betrachtung dagegen erfordern die für verschiedene Zellen nachgewiesenen multiplen Strahlenfiguren, von denen nach der Ansicht einiger Autoren die beiden für die Mitose bestimmten Sphären nur ein besonders ausgezeichnetes Paar sein sollen.

Solche vielfache Strahlungen hat zuerst Carnoy (29) in den Ovocyten von Ascaris megalocephala gesehen; dann hat Reinke (90) für Bindegewebszellen aus dem Bauchfell der Salamanderlarve das Vorkommen von sekundären und tertiären Centren neben den typischen primären beschrieben, und endlich wurde von Mead (80) in den Ovocyten des Anneliden Chaetopterus das Auftreten einer großen Zahl von kleinen „Asteren“ nachgewiesen, neben denen erst nach einiger Zeit die zwei für die erste Richtungsspindel bestimmten Astrosphären, durch ihre Größe erkennbar, auftreten, so daß Mead sie von jenen kleinen indifferenten ableiten zu müssen glaubt.

Es ist nun vor allem fraglich, ob es sich in diesen verschiedenen Fällen um vergleichbare Bildungen handelt. Wenn ich zunächst die Abbildungen von Reinke betrachte, so muß ich gestehen, daß sie mich von dem Vorhandensein „sekundärer oder tertiärer Centren“ nicht überzeugen. Daß die Fädchen eines Netzwerkes, wie Reinke es zeichnet, gelegentlich radiär auf einen Punkt oder ein hier gelegenes Korn zusammenlaufen, erscheint ebenso selbstverständlich wie bedeutungslos. Etwas weiteres aber vermag ich in den Abbildungen nicht zu sehen, mit Ausnahme der Fig. 9, welche nach meiner Meinung einen abnormen Fall mit drei Centrosomen vorstellt. Demnach scheinen mir die Befunde Reinke's für unsere Frage keinerlei Bedeutung zu haben.

Was sodann die von Carnoy beschriebenen multiplen Strahlensysteme bei Ascaris betrifft, so dürfte auch ihnen gegenüber größte Vorsicht geboten sein. Unter der großen Zahl von Eiröhren verschiedener weiblicher Spulwürmer, deren Ovocyten mir bei meinen eigenen Arbeiten und denen meiner Schüler vor Augen gekommen sind, waren zwei, in denen der Zellkörper fast sämtlicher Ovocyten von mehr oder weniger zahlreichen radiär strukturierten Kugeln durchsetzt war. Die Ausdehnung und Anordnung dieser Kugeln legt die Vermutung sehr nahe, daß den Figuren Carnoy's die gleichen Bildungen zu Grunde lagen. Damit wäre ihnen aber

die Bedeutung von „Sphären", wie sie nach den Befunden FÜRST's (46) ausnahmsweise an den Richtungsspindeln von Ascaris vorkommen, genommen. Denn die radiär gebauten Kugeln in meinen Präparaten, so unerklärbar sie auch sonst sind, sind sicherlich nicht Systeme protoplasmatischer Fädchen oder Körnchenreihen sondern eigentümlich glänzende dichte Massen, die fast den Eindruck fremder Einlagerungen machen.

Muß ich somit die Angaben CARNOY's gleichfalls vorläufig als unsichere bezeichnen, so bleiben noch die Befunde MEAD's bei Chaetopterus übrig. Daß hier kurz vor der Bildung der I. Richtungsspindel eine große Zahl von Strahlensystemen auftreten, die von echten jungen Sphären nicht zu unterscheiden sind, muß angesichts der Abbildungen MEAD's unbedingt zugegeben werden. Fraglich bleibt nur, ob alle diese Radiensysteme durch Centrosomen bedingt sind. Diese Annahme ist gewiß sehr naheliegend; ich selbst habe früher (11), als es sich darum handelte, die älteren Angaben der Litteratur über Protoplasmastrahlungen mit den Befunden über die Centrosomen in Beziehung zu setzen, als leitenden Grundsatz die These aufgestellt: Wo im Protoplasma eine Strahlensonne vorliegt, da ist dieselbe bedingt durch ein Centrosoma. Allein seitdem BÜTSCHLI gezeigt hat, wie leicht in Substanzen, die in ihrer Consistenz und Struktur dem Protoplasma ähnlich sind, sphärenartige Bildungen erzeugt werden können, und besonders nachdem FISCHER seine wichtigen Ergebnisse über künstliche Strahlungen in Eiweißkörpern mitgeteilt hat, wird man sich hüten müssen, jede radiäre Anordnung im Protoplasma als durch ein Centrosom bedingt anzusehen.

Die bei MEAD als ganz selbstverständlich ausgesprochene Anschauung, daß die beiden Astrosphären der I. Ovocytenspindel aus jenen multiplen Strahlungen entstehen, ist, so nahe sie dem Autor auch liegen mochte, doch nur eine Hypothese, wie schon daraus hervorgeht, daß MEAD es unentschieden lassen muß (S. 196), ob die echten Astrosphären durch Wachstum und weitere Ausbildung von zweien jener indifferenten Radiensysteme oder durch Fusion von solchen entstehen. Unter diesen Umständen ist die dritte Annahme ganz ebenso berechtigt, daß die beiden Sphären der Richtungsspindel mit jenen kleinen Radiensystemen überhaupt nichts zu thun haben, sondern Bildungen eigener Art sind.

Ich halte es also zunächst für das Wahrscheinlichste, daß in der vor der Teilung stehenden Ovocyte I. Ordnung von Chaetopterus zwei Centrosomen vorhanden sind, die sich aber wegen

ihrer Kleinheit beim Mangel einer Sphäre nicht nachweisen lassen. Erst wenn sie ihre Wirkung auf das Protoplasma auszuüben beginnen, werden sie als solche erkennbar; gleichzeitig oder vielleicht schon etwas früher treten aber auch als vorübergehende Strukturen jene Pseudosphären auf, die vermutlich in eine Kategorie gehören mit den sogleich zu besprechenden künstlichen Astrosphären, die MORGAN durch Veränderung des Salzgehaltes des Wassers hervorgebracht hat, wofür besonders der Umstand spricht, daß auch in MEAD's Fall die multiplen Strahlensysteme bei der Uebertragung in ein anderes Medium auftreten: von der Leibeshöhlenflüssigkeit in Seewasser, dem MEAD einen höheren Salzgehalt zuschreiben zu müssen glaubt.

Sollte sich aber bei weiterer Untersuchung ergeben, daß die beiden Sphären der I. Richtungsspindel wirklich zwei von jenen zahlreichen sind, die vorher die ganze Ovocyte durchsetzen, so würde auch damit noch immer nicht bewiesen sein, daß es sich um eine Neubildung von Centrosomen handelt. Denn es wäre denkbar, daß in den Ovocyten I. Ordnung eine starke Vermehrung des ursprünglichen einfachen Centrosoms stattgefunden hat, so daß schließlich zahlreiche vorhanden sind, die sich dann wieder bis auf eines (oder zwei) rückbilden. Es wäre dieser Prozeß vergleichbar der Vermehrung der Infusorien-Nebenkerne vor der Konjugation, wobei dann auch alle so gebildeten Kerne bis auf einen zu Grunde gehen. Gerade für die Ovocyten aber wäre ein solcher als Reminiscenz zu deutender Prozeß nicht ganz unwahrscheinlich; denn wie noch jetzt die Richtungskörperbildung erkennen läßt, sind in der Ovogenese ursprünglich vorhandene Zellteilungen mehr oder weniger vollständig rückgebildet worden; und solche unterdrückte Zellteilungen könnten eben noch hier und dort durch Centrosomenteilungen angedeutet sein.

Diesen Befunden an normalen Zellen reihen sich nun endlich MORGAN's (84, 85) künstliche Astrosphären an, dadurch hervorgebracht, daß Eier in gewisse Salzlösungen gebracht und nach einiger Zeit wieder in ihr normales Medium (Seewasser) zurückversetzt werden. Daß diese Prozedur in verschiedenen Eiern sphärenartige Bildungen an beliebigen Punkten im indifferenten Protoplasma hervorrufen kann, dürfte durch MORGAN's Befunde über jeden Zweifel sichergestellt sein; aber damit nicht genug, sollen sich diese artificiellen Sphären unter Umständen dem Kern gegenüber ganz so wie die karyokinetischen Radiensysteme ver-

halten, und MORGAN spricht es direkt aus, daß unter den von ihm gesetzten Bedingungen Centrosomen de novo entstehen, die vollkommen auf diese Bezeichnung Anspruch machen können.

So interessant nun auch die thatsächlichen Ergebnisse MORGAN's jedenfalls sind, so muß doch gesagt werden, daß dieselben einen höchst fragmentarischen Charakter besitzen, was gewiß mit den großen Schwierigkeiten der Untersuchung zusammenhängt. Erstlich läßt sich das, worauf es ankommt, nur an Schnitten erkennen, und da MORGAN sich immer nur auf einzelne Schnitte bezieht, weiß man niemals, was alles in dem Ei vorhanden ist. Zweitens verhalten sich die einzelnen Eier, selbst des gleichen Individuums, offenbar so verschieden gegenüber dem abnormen Medium, daß die Konstruktion des Verlaufs aus verschiedenen abgetöteten Exemplaren etwas sehr Unsicheres ist. Und diese Unsicherheit wächst noch dadurch außerordentlich, daß die Lücken zwischen den einzelnen Stadien, die MORGAN an einander reiht, zum Teil sehr groß sind. Dadurch wird über manche Frage von fundamentaler Bedeutung ein Urteil überhaupt unmöglich gemacht.

Unter diesen Umständen wird es gerechtfertigt sein, wenn ich von einer Analyse der MORGAN'schen Befunde im einzelnen absehe und mich darauf beschränke, meine Ansicht über das Wesentlichste auszusprechen. Vor allem scheint es mir von der größten Wichtigkeit zu sein, daß in der gleichen Zelle neben einander sowohl echte Kinosphären oder Modifikationen von solchen, als auch künstliche Strahlungen vorhanden sein können. Diese Thatsache hat MORGAN für die Ovocyten von Cerebratulus festgestellt. Hier treten einerseits als vorübergehende Bildungen die künstlichen Astrosphären auf, andererseits verwandelt die Salzlösung die Sphären der Richtungsspindeln in riesige Strahlensonnen, in deren „Mittelzone" nach einiger Zeit eine Menge kleiner Sphären entstehen, die sich dann im Protoplasma verteilen.

Für diese letzteren Gebilde wäre es nun durchaus möglich, daß sie nicht künstliche, sondern echte durch Centrosomen bedingte Sphären, wenn auch von ganz abnormer Art, wären. Denn es ist nach den Bildern MORGAN's (speciell Fig. 67) denkbar, daß sich die Centriolen der Richtungsspindel sehr stark vermehren und daß diese Körperchen nach einiger Zeit aus dem riesig angewachsenen Centroplasma kleine Centrosomen um sich bilden, welche ihrerseits zur Bildung von Sphären Veranlassung geben.

Auch für das Seeigel-Ei halte ich es für nahezu sicher, daß die in MORGAN's Versuchen auftretenden Astrosphären von zweier-

lei Art sind. Wir wissen besonders durch die Untersuchungen von O. und R. Hertwig (66, 64) und von Ziegler (109), daß durch mancherlei Reize am Eikern des Seeigel-Eies Strahlungen hervorgerufen werden, die wir nicht in die Kategorie der künstlichen Astrosphären Morgan's stellen dürfen. Denn erstens sind sie an den Eikern gebunden und zweitens treten sie in gewissen Fällen, so in den R. Hertwig'schen Strychninversuchen in regulierter Zahl: eines oder zwei, auf, wenn sie auch unter anderen Bedingungen multipolar sind. Hier haben wir es, wie schon öfter hervorgehoben, mit Strahlungen zu thun, die offenbar auf der Anwesenheit eines Eicentrosoms oder seines Aequivalents beruhen, also echte Sphären sind. Da ihr Auftreten durch sehr verschiedenartige Reize ausgelöst werden kann, auf der einen Seite Strychnin und Chloral, auf der anderen durch den Reiz des eingedrungenen, aber an seiner Vereinigung mit dem Eikern verhinderten Spermakopfes, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die von Morgan benutzten Salze, speciell das Magnesiumchlorid, die gleiche Wirkung haben; und ich habe schon in der Einleitung die Loeb'sche Parthenogenese des Seeigel-Eies, die ja gleichfalls durch $MgCl_2$-Lösung hervorgebracht wird, in dieser Weise erklärt. Ist dies richtig, so ist kaum zu bezweifeln, daß Morgan bei seinen Versuchen mit Arbacia-Eiern zweierlei Strahlungen neben einander gehabt hat: die durch das Ovocentrum, bezw. dessen Abkömmling bedingten und rein artificielle. Damit stehen auch seine Figuren, soweit sie überhaupt ein Urteil gestatten, im Einklang; denn solche Sphären, wie sie in Fig. 2 und 18 im Umkreis der Chromosomen des Eikerns abgebildet sind, scheinen frei im Protoplasma nicht vorzukommen; es wäre jedenfalls eine sonderbare Unterlassung, wenn Morgan sie nur nicht abgebildet hätte.

Gegen diese Deutung könnte vielleicht eingewendet werden, daß die im Umkreis des Kerns auftretenden Figuren in der Regel, vielleicht immer, pluripolar sind. Allein dies ließe sich in einfacher Weise so erklären, daß während des Liegens in der Morgan-schen Salzlösung eine mehrmalige Teilung des Ovocentrums oder eine pathologische simultane Mehrteilung stattgefunden hat [1]). Auch

1) Der wesentliche Unterschied zwischen den Morgan'schen und den Loeb'schen Versuchen würde wahrscheinlich darin beruhen, daß sich bei letzteren das Ovocentrum, wenigstens in jenen Fällen, wo aus dem Ei etwas wird, in zwei Tochtercentrosomen teilt und unmittelbar darauf die erste Kern- und Zellteilung erfolgt, worauf der Prozeß in gleicher Weise weitergeht.

in den Chloralversuchen von O. und R. Hertwig sind die Mitosen des Eikerns direkt pluripolar, während in den Strychninexperimenten von R. Hertwig ausnahmslos einpolige oder zweipolige Figuren auftreten.

Ist diese Erklärung richtig, so möchte ich weiterhin glauben, daß auch die Pole der sog. „nuclear spindles“, die sich bei Morgan's Arbacia-Versuchen auf späteren Stadien zeigen, von dem Eicentrosoma, und zwar durch Vermittelung der Centren jener eben besprochenen Sphären abstammen. Morgan sagt zwar, daß die nuclear spindles mit den zuerst auftretenden Sphären in keiner Beziehung zu stehen scheinen; allein das Wenige, was hier an Beweismitteln vorliegt, könnte sehr wohl so zu deuten sein, daß sie nicht von den rein künstlichen Strahlungen abzuleiten sind. Eine genetische Beziehung der nuclear spindles zu einzelnen der früher vorhandenen Sphären ist absolut nicht auszuschließen. Wenn Morgan diese Beziehung leugnet, so scheint er hierzu besonders auch dadurch veranlaßt worden zu sein, daß ihm die beiderlei Bildungen als etwas sehr Verschiedenartiges vorkommen. Ich halte jedoch die Aufstellung eines solchen Gegensatzes nicht für gerechtfertigt. Der ganze Unterschied ist der, daß im einen Falle lediglich die achromatische Kernsubstanz oder der zwischen dem Centrosom und den Chromosomen gelegene Bereich faserig differenziert wird, im anderen die ganze protoplasmatische Umgebung. Auch in dieser Hinsicht sind wieder die Ergebnisse von O. und R. Hertwig von großer Bedeutung, indem sie beweisen, daß es offenbar nur sehr geringfügiger Unterschiede in den Bedingungen bedarf, damit die eine oder andere Art von Figuren entsteht.

Die Annahme einer Neubildung von Centrosomen entbehrt also so weit jeder Begründung. Nun hat aber Morgan noch ein Argument angeführt, dem er offenbar eine große Bedeutung beimißt, daß nämlich die Centrosomen der fraglichen nuclear spindles in Proportion zur Zahl der Kernelemente auftreten. „Where many chromosomes form a group there are present several nuclear spindles with their centrosomes, where few chromosomes form a group a single nuclear spindle develops“ (p. 464). Ehe ich zu einer Erklärung dieser Erscheinung schreite, wird es am Platze sein, darauf hinzuweisen, daß es für diejenigen Fälle, welche uns in der vorliegenden Frage ein Urteil gestatten, außer Zweifel steht, daß eine direkte Beziehung zwischen der Zahl der Chromosomen und der Kernelemente nicht existiert. Schon im Jahre 1888

(13, S. 187) habe ich diese für die Centrosomenlehre fundamentale Frage an der Hand verschiedener abnormer Fälle im Ascaris-Ei ausführlich erörtert und bin dort zu dem Schluß gekommen, „daß zwischen der Menge der Kernsubstanz und der Zahl der Pole keinerlei Beziehungen obwalten". „Der Kern, ob groß, ob klein, trifft unter allen Umständen die nämlichen Vorbereitungen zur Teilung, die in der Bildung isolierter chromatischer Elemente und deren Spaltung in zwei Hälften bestehen; zu wie viel neuen Kernen sich diese Tochterelemente gruppieren werden, ob sie alle wieder in einen einzigen Kern zusammenkommen, oder ob 2, 3 oder mehr Tochterkerne entstehen werden, darauf ist die Kernsubstanz ohne allen Einfluß. Der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt."

Zwingen nun die MORGAN'schen Befunde, diese Sätze umzustoßen? Meiner Meinung nach durchaus nicht; seine Resultate stehen im Gegenteil damit in vollem Einklang. Denken wir uns nämlich eine mitotische Figur mit zahlreichen Polen, wie solche in den Anfangsstadien der MORGAN'schen Arbacia-Versuche vorliegen, so wird jeder Pol im allgemeinen nur eine geringe Zahl von Tochterchromosomen an sich zu binden vermögen (vergl. hierüber meine Ausführungen in 13, S. 180 ff.). Für den weiteren Verlauf giebt es nun zwei Möglichkeiten. Rückt ein Pol mit seinen Chromosomen von den übrigen weit ab, so wird hier ein einzelner kleiner Kern entstehen. Beim nächsten mitotischen Prozeß bildet sich an dieser Stelle, falls das Centrosom sich normal geteilt hat, eine zweipolige Spindel mit so vielen Chromosomen, als in den Kern eingegangen waren. Die andere Möglichkeit ist die, daß viele Pole mit ihren Chromosomen nahe bei einander liegen bleiben. Dann entsteht aus allen Tochterplatten ein gemeinsamer riesiger Kern, der von sämtlichen beteiligten Chromosomen umgeben ist. In diesem Falle muß bei der nächsten mitotischen Periode wieder eine multipolare Figur entstehen, zwischen deren Polen sich sehr viele Chromosomen verteilt finden. Damit haben wir die einfachste Erklärung für die von MORGAN konstatierte, natürlich nur sehr annähernde Proportionalität.

Fasse ich nach diesen Auseinandersetzungen meine Meinung über die im Seeigel-Ei zu beobachtenden Strahlungen zusammen, so müssen hier dreierlei Bildungen scharf unterschieden werden:

1) Strahlensysteme, die durch das Spermocentrum und dessen Abkömmlinge bedingt sind. Sie sind thätig, und zwar, wie ich schon früher (16) aus meinen Versuchen über die Befruchtung

kernloser Eifragmente geschlossen habe, ausschließlich thätig bei der normalen Entwickelung.

2) Strahlensysteme, die durch das Ovocentrum und dessen Abkömmlinge bedingt sind. Auf ihnen beruht die Entwickelung bei der von LOEB entdeckten Parthenogenese.

3) Strahlungen, die unter dem Einfluß gewisser Agentien überall im Protoplasma auftreten können, um nach kürzerer oder längerer Zeit wieder zu verschwinden, die von MORGAN entdeckten künstlichen Astrosphären.

Sowohl das Spermocentrum wie das Ovocentrum vermehrt sich typischer Weise durch Zweiteilung. Für letzteres scheint mir dies durch die Strychninversuche von R. HERTWIG (64) bewiesen zu sein. Wie oben schon erwähnt, ist eine solche typische Vermehrung des Ovocentrums und seiner Abkömmlinge für die LOEB'sche Parthenogenese anzunehmen. Spermo- und Ovocentrum können jedoch, wie ich aus gewissen Experimenten von O. und R. HERTWIG (66) schließen zu müssen glaube, unter abnormen Bedingungen eine simultane Mehrteilung erleiden, welche stets pathologische Produkte zur Folge hat.

Was schließlich MORGAN's Versuche anlangt, so handelt es sich bei ihnen neben den vorübergehenden und an den mitotischen Prozessen gänzlich unbeteiligten artificiellen Astrosphären um das in pathologischer Vermehrung begriffene Ovocentrum und dessen Abkömmlinge. Die späteren Generationen dieser Abkömmlinge erregen aus einem unbekannten Grunde keine Protoplasmastrahlung.

So sehr ich von der Richtigkeit der gegebenen Deutung überzeugt bin, so möchte ich doch nicht unterlassen, hier noch die Frage zu untersuchen, welchen Einfluß auf unsere Vorstellungen es haben müßte, wenn weitere Untersuchungen zeigen würden, daß wirklich rein künstliche Astrosphären bei günstiger Lage an dem Aufbau karyokinetischer Figuren beteiligt sein können. Gewiß wäre damit etwas sehr Wichtiges festgestellt, nämlich dieses, daß echte Kinosphären auf andere als die von Centrosomen ausgehenden Reize entstehen können. Für die Centrosomenlehre selbst aber würde es sich noch darum handeln, zu zeigen, was aus dem Centrum einer solchen Sphäre wird. Ist es ein selbständiges Gebilde mit der Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren, so daß seine Teilstücke wieder Kinosphären erzeugen, dann ist bewiesen, daß Centrosomen künstlich erzeugt werden können. Bildet sich dagegen ein derartiges teilungsfähiges Central-

gebilde nicht, sondern entstehen alle diese folgenden Sphären samt ihren Centren wieder ganz neu, so können diese Centren, mögen sie sich auch noch so klar als in Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Körperchen darstellen, auf den Namen Centrosomen keinen Anspruch machen.

Diese Frage nach der **Teilungsfähigkeit,** nach dieser neben der Sphärenerregung zweiten Fundamentaleigenschaft der Centrosomen, wird von MORGAN gar nicht berührt. Und doch ist darin die weitere gewichtige Frage eingeschlossen, ob die künstlichen Centralkörper im Stande sind, die durch Erbschaft von einer Zellengeneration auf die nächste übertragenen Centrosomen zu ersetzen oder nicht. Denn die Bildung von Kinosphären genügt, wie im vorigen Kapitel ausführlich gezeigt worden ist, nicht, um eine Zelle zu normaler Vermehrung zu befähigen und damit einen lebensfähigen Organismus entstehen zu lassen oder zu erhalten; es müssen vielmehr Einrichtungen vorhanden sein, welche bewirken, daß in der Zelle vor der Teilung 2 und nicht mehr als 2 Kinosphären auftreten. Diese Einrichtungen sind aber, wie oben gezeigt, gegeben in dem durch Zweiteilung sich vermehrenden Centrosom[1]). Daß diese Fähigkeit der Zweiteilung oder überhaupt der Teilung den Centren der künstlichen Astrosphären MORGAN's zukommt, scheint mir nach allem, was er über die peripher gelegenen Strahlungen mitteilt, ausgeschlossen zu sein. Und damit ist in meinen Augen ihr Urteil gesprochen.

Daran würde auch die, für mich freilich sehr unwahrscheinliche Möglichkeit nichts ändern, daß die künstlichen Astrosphären unter Umständen mitotische Vorgänge bewirken, die denen in normalen Zellen sehr täuschend ähnlich sehen. So überraschend ein solches Verhalten auch wäre, ohne Analogie scheint es mir nicht zu sein. Gewiß wird man annehmen müssen, daß die Sphärenbildung ursprünglich überall von Centrosomen abhängig war; allein die Sphäre ist eine Differenzierung des Protoplasmas, und es ist denkbar, daß das Protoplasma in manchen Zellen hierin so selbständig geworden ist, daß ein gewisser Reiz, der unter abnormen Verhältnissen auch von etwas anderem als einem Centrosom ausgehen kann, genügt, um Sphärenbildung und alle die Vor-

1) Deshalb heißt es in meiner Definition des Centrosoma (17, S. 60): Unter Centrosoma verstehe ich ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes distinktes dauerndes Zellenorgan, das, durch Zweiteilung sich vermehrend, die Centren für die entstehenden Tochterzellen liefert.

gänge auszulösen, die zur Durchführung des karyokinetischen Prozesses notwendig sind. Ich glaube, daß wir in der Ontogenese viele solche Prozesse haben, die ursprünglich in ihrem Verlauf durch andere bewirkt, nun unabhängig von diesen ablaufen; einen etwas ferner liegenden, aber seiner Sicherheit wegen brauchbaren Vergleich bieten gewisse Sexualverhältnisse. Die komplizierten sekundären Geschlechtsfunktionen, als Erektion, Begattungstrieb, Coitus, Ejakulation, sind ursprünglich alle durch die Hoden veranlaßt. Allein diese Mittel, den Samen an den richtigen Ort zu bringen, sind so selbständig geworden, daß sie in typischer Succession durch bloße Vorstellungen ausgelöst werden können, nachdem Hoden gar nicht mehr vorhanden sind. Diesem Begattungsvorgang ohne männliche Geschlechtsdrüse möchte ich die Bildung und Thätigkeit der künstlichen Astrosphären vergleichen [1]. So wenig der Coitus ohne Sperma dem weiblichen Organismus die Entwickelungsfähigkeit seiner Zeugungstoffe gewährt, ebensowenig sind die centrosomenlosen Astrosphären im Stande, jene geregelten Kern- und Zellteilungen zu veranlassen, welche zur Entwickelung eines Organismus unumgänglich notwendig sind.

Nachdem ich hiermit gezeigt zu haben glaube, daß alle aufgeführten Erscheinungen nicht im Entferntesten einen Beweis für eine Neubildung von Centrosomen bilden, möchte ich noch auf einige Thatsachen hinweisen, welche von ganz allgemeinen Gesichtspunkten aus gegen Annahmen sprechen, wie sie im Vorstehenden betrachtet worden sind. Wenn eine Zelle von einer mit einem Centrosom ausgestatteten Mutterzelle durch karyokinetische Teilung abstammt, muß auch sie bei ihrer Entstehung ein Centrosom enthalten. Warum nun nicht auf dem einfachen und für zahlreiche Fälle sicher nachgewiesenen Weg der Zweiteilung aus diesem Körperchen, die beiden für die nächste Teilung notwendigen Centrosomen entstehen sollen, ist nicht einzusehen. Wozu Rückbildung und dann wieder Neubildung, und gar Neubildung von zahlreichen Centren, welche für die Auswahl von 2 schließlich funktionierenden oder für die Verschmelzung derselben zu 2 Polen wieder besondere Kräfte verlangen?

Wenn überhaupt eine Auswahl, oder Bildung von zwei Centrosomen aus einer größeren Anzahl stattfinden

---

1) Immer unter der Voraussetzung, daß diese artificiellen Gebilde das, was MORGAN ihnen zuschreibt, in der That leisten.

kann, so müßte man diese Erscheinung doch vor allem dort erwarten, wo sie wirklich notwendig wäre, nämlich, wo eine Zelle infolge einer Abnormität eine Ueberzahl von Centrosomen enthält. Allein davon ist nichts bekannt. Wenn, wie dies bei Seeigel-Eiern durch Unterdrückung der Zellteilung so leicht erreichbar ist, die Zahl der Centrosomen abnorm erhöht worden ist (vgl. Boveri, 19), so zeigt sich, daß die Eizelle dieser Ueberzahl von Centrosomen einfach preisgegeben ist, sie vermag sich ihrer nicht zu erwehren. Ganz ebenso ist es nach Heidenhain in den Riesenzellen des Knochenmarks, und das Gleiche zeigen die Erscheinungen der Polyspermie. Falls nicht, wie bei der physiologischen Polyspermie gewisser Wirbeltiere und Arthropoden die überzähligen Spermaköpfe gleich von Anfang an in den Dotter eliminiert oder erstickt werden, entstehen, der Zahl der eingedrungenen Spermaköpfe entsprechend, multiple Sphären und veranlassen ein pathologisches Produkt. Um angesichts solcher Thatsachen die Lehre von der Permanenz der Centrosomen zu erschüttern, sind sicherlich bessere Beweismittel nötig, als sie bisher erbracht werden konnten.

Im Anschluß an die erörterten Fragen sei hier noch kurz die gleichzeitig von Lenhossék (76) und Henneguy (59) aufgestellte Hypothese erwähnt, wonach die Basalkörperchen an den Cilien der Flimmerzellen als Centrosomen oder Centriolen anzusehen wären. Eine weitere Erörterung über die Wahrscheinlichkeit dieser Hypothese scheint mir unfruchtbar zu sein; es handelt sich einfach darum, ob die Entstehung der Basalkörperchen aus dem der Flimmerzelle bei ihrer Bildung zukommenden Centrosom nachgewiesen werden kann oder nicht. Wird sich bei dieser Feststellung ergeben, daß die Hypothese richtig war, so erhebt sich die wichtige Frage, wie es mit der Teilungsfähigkeit solcher Zellen bestellt ist. Nach Henneguy teilen sich die Flimmerzellen überhaupt nicht mehr; er ist der Meinung, daß die zahlreichen Centren nur noch dazu da sind, die äußere Bewegung zu beherrschen. Dann würde bezüglich des Verhältnisses der Centrosomen zur Zellteilung hier nichts Neues vorliegen; der Schluß, den ich früher aus den bekannten Thatsachen gezogen habe (17): daß eine normale Zelle nicht mehr als höchstens 2 Centrosomen besitzen dürfe, müßte nur, wie dies ja auch damals schon gedacht war und aus dem Zusammenhang hervorgeht, dahin präcisiert werden, daß in einer zu normaler Teilung befähigten Zelle nicht mehr als 2 Centrosomen vorhanden sein

können, wogegen in Zellen, die sich nicht mehr teilen, zu anderen Zwecken eine Vermehrung der Centrosomen stattfinden könnte.

Lenhossék hat darauf aufmerksam gemacht, daß Hammar (50) eine karyokinetische Teilung von Flimmerzellen beobachtet haben will. Bestätigt sich diese Angabe, für die ich in den Abbildungen Hammar's keinen Beweis erkennen kann, so wäre es eine für die Centrosomenlehre höchst interessante Frage, in welcher Weise die Teilungsfigur entsteht. Lenhossék's Lösung (S. 118), daß dabei von den Basalkörperchen einfach 2 als Polkörperchen Verwendung finden, klingt zwar sehr einfach, dürfte aber der Zelle selbst nicht ohne komplizierte Einrichtungen möglich sein. Immerhin wäre es denkbar, daß bei der angenommenen Vermehrung des der Zelle zunächst in der Einzahl zukommenden Centrosoms, vermittelst einer Art inäqualer Teilung, wie sie z. B. bei der Furchung des Ascaris-Eies zwischen den Blastomeren zu konstatieren ist, einer der Abkömmlinge besondere Qualitäten bewahrt, die dieses Körperchen allein zur Einleitung eines karyokinetischen Prozesses befähigen, während die anderen diese Eigenschaft verlieren; oder, wie man es ausdrücken müßte, wenn man die Erzeugung der Teilungsfigur als Charakteristikum des Centrosoms beibehalten wollte: daß sich von dem ursprünglicheu Centrosom eine Anzahl von besonderen Körperchen als Cilienkörperchen abgespalten haben.

b. Neubildung von Centrosomen aus dem Kern. Homologie des Centrosoms.

Nachdem ich im vorigen Abschnitt dargelegt habe, daß alle Behauptungen einer Neubildung von Centrosomen aus dem Protoplasma einer ernstlichen Kritik nicht standhalten können, fragt es sich, ob vielleicht der „Kern“ befähigt ist, Centrosomen neu zu bilden. In diesem Sinne spricht R. Hertwig (65, p. 70) von einer Neubildung des Centrosoma bei Actinosphaerium und ist der Meinung, daß Aehnliches weiter verbreitet sein möge. So heißt es dort: „Ich möchte daher an dieser Stelle der Erwägung Raum geben, ob man in der Neuzeit in der pflanzlichen und tierischen Histologie nicht allzu sehr bereit ist, aus der Anwesenheit von Strahlungen einen Rückschluß auf die Anwesenheit von Centrosomen zu machen und demgemäß etwaige, wenn auch undeutliche, Strukturen als solche zu deuten, was zur Folge haben muß, daß man, die Centrosomen für Dauerorgane der Zelle erklärend, sich selbst der Möglichkeit beraubt, über ihre Entwickelung ins Klare zu kommen.“

Ehe ich nun auf diese Frage näher eingehe, ist es notwendig, ein in neuerer Zeit vielfach erörtertes Problem zu besprechen, ob nämlich in Zellen, welche keine Centrosomen enthalten, Aequivalente dieser Bildungen vorhanden sind. Viele Autoren stimmen in der Meinung überein, daß wir in achromatischen Teilen gewisser Kernformen, wie sie besonders bei Protozoen vorkommen, das Homologon des Centrosoms zu erkennen haben; Bütschli (24), R. Hertwig (62—65), Lauterborn (74), M. Heidenhain (54), Schaudinn (94—96) u. a. haben sich in diesem Sinne geäußert, und es ist vor allem R. Hertwig wiederholt und mit den gewichtigsten Argumenten für eine solche Gleichsetzung eingetreten. Ich selbst bin hierbei mehrfach als Gegner derselben angeführt worden, jedoch nicht mit Recht. Denn was ich bei meiner Erörterung dieser Frage 1895 (17) hervorhob, war nur, daß unsere Kenntnisse meines Erachtens zu lückenhaft seien, um ein sicheres Urteil zu gestatten; für positiv verfehlt habe ich lediglich die Hypothese erklärt, daß das Centrosom der Metazoenzelle dem Mikronucleus, der Kern dem Makronucleus der Ciliaten zu vergleichen sei. Nachdem ich kurz darauf an Mac Farland's Präparaten die außerordentliche Uebereinstimmung einer Centrosomenteilung mit der Teilung gewisser Protozoenkerne kennen gelernt hatte und nachdem gleichzeitig in unserer Kenntnis der Teilungsvorgänge bei Protozoen wichtige Fortschritte erreicht worden waren, habe ich mich schon 1896 (19) der zuerst von R. Hertwig formulierten Auffassung im wesentlichen angeschlossen.

Für unsere gegenwärtigen Betrachtungen würde es zu weit abliegen, die mannigfachen Zustände, welche bei den Einzelligen bisher konstatiert worden sind, auf ihr Verhältnis zur Centrosomenlehre zu untersuchen; ich verweise hier auf die Erörterungen von R. Hertwig (64, 65), Lauterborn (74), Schaudinn (96), Calkins (27), E. B. Wilson (106) u. a. Die Protozoenkerne, um die es sich bei unseren Vergleichungen handelt, sind solche, welche trotz des Mangels von Centrosomen doch eine Anknüpfung an die Verhältnisse der Metazoen gestatten; Kerne nämlich, wie sie auch in gewissen Zellen der letzteren wiederkehren, deren Teilung zwar unter der Erscheinung einer zweipoligen „Spindel" abläuft, bei denen diese Spindel aber nicht als etwas Sekundäres zwischen 2 vorher vorhandenen Polen (Centrosomen) auftritt, sondern direkt durch Umformung des ganzen Kernes in einen spindelförmigen, faserigen Körper entsteht, dessen Enden sich unter Um-

ständen durch eine besondere Ausbildung von dem mittleren faserigen Bereich abheben können.

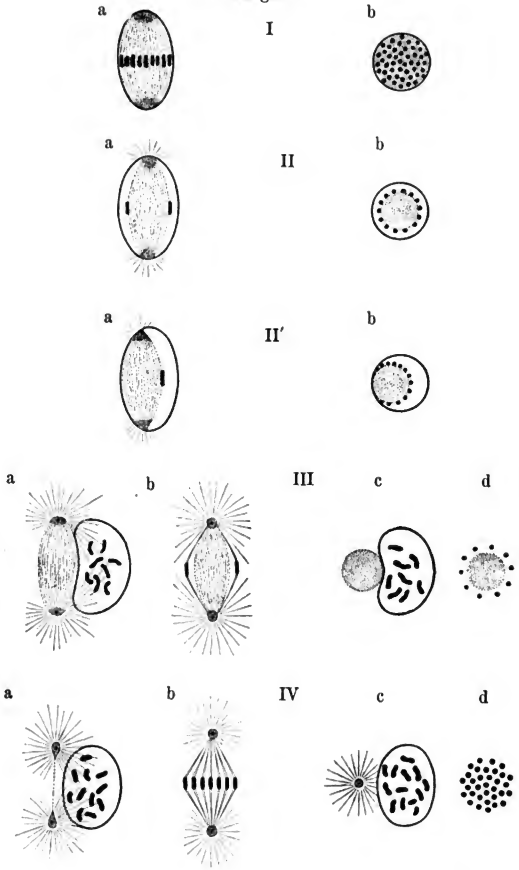
Solche Kernteilungsformen kennen wir einerseits von den Ovocyten verschiedener Tiere; ich habe auf ihr Vorkommen und ihre auffallende Abweichung von den typischen Mitosen der Metazoen, wie auf ihre große Uebereinstimmung mit Protozoenkernen zuerst bei Nematoden aufmerksam gemacht (10); sehr verbreitet sind sie andererseits bei Protozoen, speciell in der Klasse der Ciliata. Nachdem nun Mac Farland für die Ovocyten von Diaulula zum ersten Mal den Nachweis erbracht hat, daß hier bei der Teilung des Centrosoms ein spindelförmiger Körper entsteht, an dessen Polen sich die Tochtercentrosomen differenzieren, ist es möglich, eine Reihe aufzustellen, welche von dem Typus der Teilung eines Infussorien-Nebenkernes zu demjenigen überleitet, wie er z. B. im Ascaris-Ei verwirklicht ist.

Die nebenstehende Figur C wird dies anschaulich machen. Querreihe I zeigt einen schematischen Längs- und Querschnitt (a und b) durch den Mikronucleus eines ciliaten Infusorimus im Spindelstadium. Innerhalb der längsellipsoiden Kernmembran hat sich die achromatische Kernsubstanz zu einem parallelen Faserwerk differenziert, und diese Fasern laufen an den beiden Enden in ein anscheinend dichteres polares Areal zusammen (vergl. hierüber R. Hertwig (63). Das Chromatin ist im Innern der Spindel zur Aequatorialplatte angeordnet.

Einen wesentlich gleichen Typus zeigen uns die Ovocytenspindeln bei Ascaris (vergl. meine Beschreibung und die zugehörigen Abbildungen von Asc. megalocephala und lumbricoides, 10, S. 74 und 75). Auch hier ist es der Kern (Keimbläschen), bezw. eine ihn durchsetzende dichte, achromatische Substanz, welche durch Streckung und Differenzierung die Spindel liefert, auch hier wird die Bipolarität der Teilungsfigur durch den Kern selbst bewirkt. Genau wie bei den betrachteten Protozoenkernen fehlt jede Beziehung der Pole zur Zellsubstanz, wie dort liegen die Chromosomen im Innern des spindelförmigen Körpers. Bemerkenswert ist, daß bei Ascaris megalocephala, wie Fürst (46) gezeigt hat, in den beiden dichteren Polansammlungen manchmal je ein winziges Körnchen zur Beobachtung kommt, das vielleicht als Centriol zu deuten ist.

Querreihe II unserer Figur stellt einen Kernteilungstypus dar, der bei aller Uebereinstimmung mit dem vorigen doch schon einen ersten Schritt zu der später so hochgradigen Sonderung zwischen

Textfigur C.



den zunächst eng vereinigten Elementen darstellt. Es ist ein Typus, wie ihn die den Mikronuclei der typischen Ciliaten zu vergleichenden Kerne der Opalinen darbieten. Wie schon PFITZNER (87) gezeigt hat, füllt hier die Faserspindel das Kernbläschen nicht völlig aus, sondern es bleibt ein, wohl nur von Kernsaft ausgefüllter Raum rings um die Spindel übrig. Die Chromosomen der Aequatorialplatte durchsetzen die Spindel nicht mehr, sondern sind auf ihrer Oberfläche im Kreis angeordnet (IIb). Es scheint, als ob von den Spindelpolen eine sehr schwache Protoplasmastrahlung ausgehe[1]). Eine nur untergeordnete Variation dieses Verhaltens wäre die hypothetische in II' gezeichnete, wo die Spindel nicht axial verläuft, sondern an die eine Seite gerückt ist. In beiden Fällen haben wir einen von der Spindel, wenn auch nur vorübergehend, unterscheidbaren Kernraum, in welchem die Chromosomen liegen.

Dieser zunächst so unscheinbare Gegensatz führt nun auf einer höheren Stufe zu einer vollkommenen Scheidung und damit zu Verhältnissen, von denen wir einen relativ primitiven Typus in den Ovocyten von Diaulula verwirklicht finden. Ein Schema hiervon, welches auf die den Ovocytenteilungen specifischen Eigentümlichkeiten keine Rücksicht nimmt, ist in Querreihe III gezeichnet. Fig. a und c stellen im Längs- und Querschnitt ein Stadium dar, wo der Kern kurz vor der Auflösung steht, Fig. b und d entsprechende Ansichten der fertigen Teilungsfigur. Wir begegnen hier der gleichen Faserspindel, wie in dem sich teilenden Infusorienkern; aber die bisher diffusen Verdichtungen an den Polen haben sich jetzt zu besonderen Körpern (Centrosomen) individualisiert, die nun eine von jener Faserung streng zu unterscheidende mächtige Strahlung im Protoplasma (Astrosphäre) erregen. Wie in unserem Typus II liegen die Chromosomen nicht innerhalb der Spindel, sondern in ihrem Umkreis (Fig. IIId), wohin sie vermittelst gewisser von den Centrosomen erregter Fasern (Zugfasern) geführt zu werden scheinen. So bietet also der Querschnitt durch die fertige Teilungsfigur mit dem des Typus II eine auffallende Uebereinstimmung dar; nur fehlt die Abschließung nach außen, die Kernmembran. Dies führt uns nun auf den wichtigsten Unterschied zwischen den

1) Diese Angaben stützen sich auf eine Untersuchung, mit welcher Herr E. TEICHMANN zur Zeit im hiesigen zoologischen Institut beschäftigt ist.

beiden Typen, denjenigen nämlich, der sich in dem gegenseitigen Verhalten der chromatischen und achromatischen Bestandteile der karyokinetischen Figur ausprägt, wenn beide nunmehr in den Ruhezustand übergehen. Bei den Typen I und II ist die Spindel mit den Chromosomen während der Teilungsstadien durch die Kernmembran, welche beide gemeinschaftlich umschließt, zu einem einheitlichen Gebilde vereinigt, im Typus III nicht. Wenn nun hier die vorübergehende Bindung der Chromosomen an die Spindel sich gelöst hat, sind die beiden Bestandteile von einander unabhängig geworden; die Chromosomen erzeugen für sich allein eine ringsum abgeschlossene Vakuole, den „Kern", neben dem der von der Spindel persistierende Teil: das zum Centrosoma individualisierte Spindelende, als ein selbständiger Körper bestehen bleibt. Dieses Centrosoma repräsentiert also den achromatischen Bestandteil des früheren Kernes, es wächst bei der nächsten Teilung wieder zur Spindel aus, deren Enden sich zu 2 neuen Centrosomen differenzieren und durch die unter ihrer Einwirkung entstehenden, in den sich auflösenden Kern eintretenden Fasern die Chromosomen zum Zwecke ihrer geregelten Verteilung wieder an die Spindel fesseln.

Zu betonen ist für unseren Typus III noch die völlige Auflösung der Faserspindel nach Ablauf der Teilung. Die Kontinuität von einer Spindel zur nächsten wird durch die jeweiligen Spindelenden, soweit sie sich zu Centrosomen individualisiert haben, vermittelt. Im Grunde ist diese Abstoßung das Gleiche, was uns die Schwestermikronuclei der Infusorien in der Abstoßung ihres Verbindungsstieles darbieten. Die beiden Vorgänge sind nur graduell von einander verschieden [1]).

Aus dem durch Diaulula repräsentierten Typus leitet sich nun unser letzter (Querreihe IV) in folgender Weise ab. Nachdem die

---

1) Dem besprochenen Typus dürften, wenn auch unter gewissen Modifikationen, die Zustände einzureihen sein, die Schaudinn's wertvolle Untersuchungen bei Paramoeba eilhardi (94) aufgedeckt haben, sowie wahrscheinlich auch die Verhältnisse bei Noctiluca (Ishikawa 69, Calkins 28, Doflein 32). Was bei Noctiluca Sphäre genannt wird, würde sonach, wenigstens in seinem inneren Teil, auf diesen Namen keinen Anspruch machen können, es müßte der Centralspindel + Centrosomen von Diaulula, bezw. dem bei der Teilung zur Spindel werdenden Bestandteil des Infusorien-Mikronucleus gleichgesetzt werden. Calkins' „Centrosomen", wenn sie nicht überhaupt zufällige Bildungen sind (Doflein), müßten als Centriolen in Anspruch genommen werden.

Anordnung der Chromosomen zur Aequatorialplatte nicht mehr im Innern der Faserspindel, sondern außerhalb derselben zu Stande kommt, und zwar bewirkt durch Strahlen, die von den zu Centrosomen individualisierten Spindelenden erregt werden, kann die primäre Faserspindel überhaupt ganz in Wegfall kommen; wir sehen sie in manchen Zellen noch durch ein zwischen den Schwestercentrosomen ausgespanntes Fädchen repräsentiert (IV a), das weiterhin völlig schwindet. Das Centrosom einer jeden Radienkugel teilt sich ohne Bildung eines spindelförmigen Zwischenbereichs direkt in 2 ebensolche Tochtercentrosomen.

Die „Spindel", die in diesem Falle auftritt (IV b), ist also mit derjenigen der früheren Typen nicht zu vergleichen, mag sie sich nun aus Protoplasma oder aus Kernbestandteilen aufbauen. Sie besteht aus Fasern, die erst unter der strahlenerregenden Wirkung der Centrosomen entstehen und die den im Typus III zu den Chromosomen ziehenden Fasern entsprechen.

Hier dürfte noch eine Bemerkung über die „Centralspindel" am Platze sein. Wir haben dieselbe in unserem Typus III aus dem Centrosoma hervorgehen sehen; es scheint jedoch, daß ein ganz ähnlich aussehendes Gebilde in manchen Fällen erst unter dem Einfluß der bereits völlig von einander gelösten Schwestercentrosomen aus dem Protoplasma entsteht, in der nämlichen Weise wie die Sphärenstrahlen. In diesem Falle wäre die Centralspindel nur ein besonders ausgebildeter Bereich der beiden in einander übergehenden Sphären. Wenn dies wirklich zutrifft, so müssen wir zwei Arten von Centralspindeln unterscheiden, die sich vielleicht funktionell, aber nicht genetisch entsprechen. Ich will die mit dem Centrosom genetisch zusammengehörige Spindel fortan von jenen Spindelfiguren, die sich aus Sphärenstrahlen aufbauen, als Netrum [1]) unterscheiden. Den gleichen Namen hat die intranukleäre Spindel des Typus I und II zu führen, die nach den vorausgehenden Betrachtungen damit homolog ist [2]). Auch ist wohl nichts dagegen einzuwenden, den achromatischen Komplex, als welcher die Spindel im ruhenden Kerne fortbesteht, Netrum zu nennen.

---

1) *τὸ νῆτρον* die Spindel.

2) Das sog. Nucleolo-Centrosoma, wie es z. B. bei Euglena vorkommt (Blochmann, 7, Keuten, 70), ist wahrscheinlich als ein im Innern des Kernes verbleibendes, konzentrierteres und schärfer individualisiertes Netrum aufzufassen.

Stimmt man der vorgetragenen Homologisierung zu, so wird es zweckmäßig sein, eine klare begriffliche Scheidung einzuführen. Ist der Kern des Infusoriums, der das Aequivalent des Centrosoms in sich enthält, ein Kern, so ist der Furchungskern des Ascaris-Eies, der hiervon nichts mehr besitzt, sondern ein Centrosom neben sich hat, genau genommen, kein Kern, oder umgekehrt. Und da sich der Name „Nucleus“ ursprünglich auf die Zellen der Metazoen bezieht, so dürfte es sich empfehlen, für Betrachtungen, wie sie uns hier beschäftigen, diejenigen Kerne, die das Cytocentrum in sich enthalten und zu denen vor allem Protozoenkerne gehören, mit einem anderen Namen zu belegen, sie etwa Centronuclei zu nennen. Der Centronucleus differenziert sich auf einer höheren Stufe in einen Nucleus und ein extranukleäres Centrosom[1]). Diese Absonderung des Centrosoms ist jedoch nicht notwendig so zu denken, daß der zurückbleibende Kern das vorher in ihm gelegene Cytocentrum nunmehr vollständig verloren haben müsse; vielmehr könnte ein diffuses Cytocentrum hier fortbestehen und nur neben dem individualisierten Centrosom für gewöhnlich nicht zur Wirkung kommen. Mit anderen Worten: Centrosom und Centronucleus können in einer Zelle neben einander bestehen.

Entwerfen wir uns nun auf Grund der betrachteten hypothetischen Reihe ein Bild, wie die Centrosomen entstanden sein können, so wird sich folgendes sagen lassen:

Ihr Aequivalent zeigt sich zuerst in dem zur Teilung schreitenden Centronucleus in Gestalt der beiden dichteren Polmassen. Die Centrosomen werden also hier nur repräsentiert durch die in geringem Grade differenten Enden eines in Zweiteilung begriffenen und dabei die Form einer faserigen Spindel durchlaufenden Körpers, des Netrums. Selbständigkeit kommt diesen Enden, soweit wir wissen, nicht zu; es scheint nicht, daß sie dauernd als gesonderte Bereiche vorhanden sind und durch Zweiteilung zu den Polplasmen des nächsten Netrums werden; sondern daß dieses in sich selbst die für seine Zweiteilung nötige Eigenschaft besitzt, in eine bipolare Anordnung überzugehen, wobei sich dann eben jedes Ende zu einem vorübergehenden Polknopf differenziert.

Centrosomen entstehen aus diesem Zustande dadurch, daß diese Polknöpfe sich mehr und mehr individualisieren, wobei es

1) Der Ausdruck „Kern“ mag als indifferent für beide beibehalten werden.

zweifelhaft bleibt, ob hierbei schon die Centriolen eine Rolle spielen. Es ist nach allen bisherigen Erfahrungen nicht wahrscheinlich, daß diese in den typischen Centrosomen vorhandenen Differenzierungen schon den primitiven Centronuclei der Protozoen zukommen. Meine eigenen Untersuchungen in dieser Beziehung hatten, wie diejenigen anderer Forscher, bisher ein durchaus negatives Ergebnis. Es scheint sonach, daß die Centriolen sekundäre Differenzierungen der Centrosomen sind. Sollten sie aber schon im Centronucleus vorhanden sein und etwa durch ihre Teilung und Lokalisierung die Bipolarität des Netrums bewirken, so würde die Umgestaltung, welche die vorstehenden Betrachtungen zu erleiden hätten, sich von selbst ergeben.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu der Individualisierung der Centrosomen zurück, so würde mit derselben einhergehen die Fähigkeit der Strahlenerregung (Sphärenbildung) und im Zusammenhang damit, die perinetrale Lagerung der Chromosomen. Der wichtigste Fortschritt ist aber der, daß sich nun das jeweilige Netrum nach der Teilung als solches auflöst. Es persistiert von ihm in jeder Tochterzelle als dauerndes „Organ" nur der Polknopf und aus diesem „Centrosoma" geht nun das nächste Netrum als dessen bei der Streckung differenzierte Aequatorialzone hervor, während die beiden Enden die neuen Centrosomen darstellen. Das Verhältnis ist also allmählich das umgekehrte geworden. Waren die Polkappen zuerst polare Differenzierungen des in Zweiteilung begriffenen Netrums, so stellt sich jetzt das Netrum als eine äquatoriale Differenzierung der Polmasse (des Centrosoms) dar. So erscheinen von nun an die Centrosomen als das Wesentliche und Dauernde, das Netrum wird zu einem vorübergehenden Verbindungsbereich bei der Centrosomenteilung, der im weiteren Verlauf des phylogenetischen Weges zu einem dünnen Stiel degenerieren und ganz in Wegfall kommen kann, womit dann das durch Zweiteilung sich vermehrende Centrosom in reinster Gestalt vorliegt[1]). Die karyokinetische Wirksamkeit ist damit gänzlich in die strahlenerregende Fähigkeit der Centrosomen übergegangen.

Es wäre denkbar, daß auch mit diesem Zustande der phylogenetische Weg noch nicht beendigt ist. Wie an Stelle des Netrums allmählich dessen polare Differenzierungen in Gestalt der

1) Hieraus ergiebt sich, daß der einfachste Typus der Centrosomenteilung phylogenetisch nicht der erste, sondern der letzte ist.

Centrosomen zu Dauergebilden werden, so könnten nun auf einer folgenden Stufe die centralen Differenzierungen der Centrosomen: die Centriolen, allein die Kontinuität von einer Zellengeneration zur nächsten vermitteln und sich nur vor jeder Zellteilung aus der Umgebung ein Centrosom differenzieren, welches seinerseits dann die Sphäre hervorbringt. Hierüber werden weitere Untersuchungen Licht bringen.

Fragt man sich, worin der Fortschritt liegt, der durch die Individualisierung eines neben dem Kerne gelegenen Teilungsapparates erzielt wird, so wird man vor allem die viel innigere Beziehung anführen dürfen, in welche die Kernteilung sowohl zeitlich wie räumlich zur Protoplasmateilung gebracht wird. Bei den Protozoen mit reinem Centronucleus scheint das Protoplasma in sich die Fähigkeit zur Zweiteilung zu haben, ohne daß hierzu ein sich verdoppelndes Centralorgan nötig ist; denn Fälle, wie die Zweiteilung des vielkernigen Actinosphaeriums oder der vielkernigen Opalina ranarum, wären sonst nicht möglich. Kernteilung und Protoplasmateilung sind hier also relativ unabhängige Vorgänge. Dies ändert sich mit dem Auftreten der Centrosomen. Das sphärenerzeugende Centrosom macht seinen Einfluß gleichzeitig im Kern und im Protoplasma geltend, und in allen Fällen, wo es darauf ankommt, die Kernteilung streng an die Protoplasmateilung zu binden und zugleich jedem Kern einen ganz bestimmten Zellenbezirk zuzuweisen, unter Verhältnissen also, wie sie für die Ontogenese der Metazoen maßgebend sind, wird die Bildung von Centrosomen ein Fortschritt sein. Wo dagegen auf eine solche geregelte Protoplasmateilung nichts mehr ankommt, wie bei den Teilungen der Ovocyten (Richtungskörperbildung), bei denen es sich ja nur noch um die Beseitigung des einen Kernes handelt, da kann der Teilungsapparat wieder auf den primitiven Zustand zurücksinken, wenn er es auch, wie z. B. die Ovocytenteilungen der Seeigel und Mollusken beweisen, nicht in allen Fällen thut[1]).

1) Mit der vorgetragenen Anschauung steht scheinbar in Widerspruch, daß nach der Entdeckung R. HERTWIG's bei Actinosphaerium die Individualisierung der Centrosomen gerade denjenigen Kernteilungen vorausgeht, die den Ovocytenteilungen der Metazoen vergleichbar sind. Es ist jedoch zu beachten, daß die Centrosomenbildung schon eintritt, ehe die Primärcyste in die Sekundärcysten zerlegt ist, so daß das Erscheinen von Centrosom und Sphäre doch an eine Zellteilung geknüpft erscheint, die mit einer Kernteilung eng verbunden ist.

Ein anderes Motiv für das Selbständigwerden eines im Protoplasma lokalisierten, zur Strahlenerregung befähigten Centrosoms könnte ein von der Teilung unabhängiges Bedürfnis nach radiärer Struktur der Zelle sein. In dieser Weise sind vielleicht die Verhältnisse bei Heliozoen zu deuten, deren Kenntnis wir den wichtigen Untersuchungen SCHAUDINN's (96) verdanken.

Endlich könnte der Dualismus von Centrosom und Kern, wie er durch die Individualisierung des ersteren zu einem extranukleären Zellenorgan geschaffen wird, die Bedeutung haben, daß die Teilung zweier oder mehrerer Kerne unter die Herrschaft eines einfachen Teilungsapparates gestellt werden soll. Ein solches Ausgreifen auf 2 Kerne besteht ja in der That bei der Befruchtung der meisten bisher untersuchten tierischen Eier, wo das dem Spermakern zugesellte Teilungsorgan auch die Teilung des Eikernes mit übernommen hat.

Dieser letzte Punkt führt mich nun auf die Besprechung einer Hypothese, die bei phylogenetischen Betrachtungen über die Herkunft der Centrosomen bisher eine besonders große Rolle gespielt hat, daß nämlich als Ausgangspunkt ein zweikerniger Zustand, in meiner Terminologie ein Zustand mit 2 sich parallel teilenden Centronuclei anzunehmen sei, von denen der eine durch Verlust des Chromatins zum Centrosoma, der andere durch Verlust des Cytocentrums zu einem chromatischen Nucleus würde. Dieser Gedanke findet sich zuerst bei BÜTSCHLI (24); auch R. HERTWIG (62, 65) hat ihn als eine Möglichkeit in Betracht gezogen; am konsequentesten tritt er uns neuerdings bei SCHAUDINN (95) und LAUTERBORN (74) entgegen. So wenig nun gegen diese Möglichkeit etwas einzuwenden ist, so wenig dürften die bisher geltend gemachten Argumente zu ihren Gunsten sprechen. Die sog. „Nebenkernschleifen“, die manchen Centrosomen beigesellt sind und die man als rudimentäre Chromosomen des zum Centrosoma gewordenen Centronucleus ansehen zu müssen glaubte, dürften nach den Untersuchungen MURRAY's (86) wohl kaum mehr auf diese Deutung Anspruch machen können. Die Frage wird also die sein, ob der postulierte Ausgangszustand zweier sich neben einander parallel teilender Centronuclei irgendwo besteht. Wir kennen ein solches Verhalten von den ciliaten Infusorien in dem Dualismus von Makro- und Mikronucleus; allein daß dieser Zustand nicht zu dem Dualismus von Kern und Centrosoma führen kann, ist seit meiner Erörterung dieser Frage (17) wohl allgemein anerkannt. Man hat nun neuerdings in der, wie

der Name sagt, zweikernigen Amoeba binucleata, deren Teilung Schaudinn (95) beschrieben hat, einen Ersatz für die Ciliaten zu finden geglaubt. Schaudinn selbst, Lauterborn und R. Hertwig (65) haben dieses Protozoon als Ausgangspunkt einer Reihe aufgestellt, welche schließlich zu dem typischen Gegensatz von Centrosom und Kern führen würde. Hierbei wurde jedoch übersehen, daß bei Amoeba binucleata von einem Dualismus, wie er sowohl zwischen dem Makro- und Mikronucleus der Ciliaten, wie auch zwischen Kern und Centrosoma besteht, gar nicht die Rede sein kann. Denn wir haben hier ja nicht 2 sich parallel teilende Kerne, die in ihren beiderseitigen Abkömmlingen von Generation zu Generation neben einander hergehen; sondern es handelt sich hier offenbar um die gleiche Erscheinung wie bei den zweikernigen Opalina-Arten (vgl. Zeller, 108), daß nämlich die Kernteilung der zugehörigen Zellteilung außerordentlich vorauseilt. So besteht der, einer jeden Zellteilung vorausgehende zweikernige Zustand ungemein lang. Kommt es endlich zur Protoplasmateilung, so schicken sich die Tochterkerne schon ihrerseits wieder zur Teilung an, so daß die Tochtertiere bereits als zweikernig ihre Existenz beginnen. Wie dieser Zustand zu einer Einmischung des einen Centronucleus in die Teilung des anderen führen und damit der eine zum Nucleus, der andere zum Centrosom werden soll, ist nicht einzusehen.

Die vorläufig einzige Grundlage, wie man die in Rede stehende Differenzierung an die parallele Teilung zweier Kerne anknüpfen könnte, ist meines Erachtens in der Befruchtung gegeben. Hier sehen wir ja in der That die Teilung zweier Kerne vermittelt durch ein zu dem einen Kern, dem Spermakern, gehöriges Centrosoma, das selbst bei Lähmung des Spermakernes die Teilung des Eikernes dirigiert (Boveri, 12). Versetzen wir diesen Zustand auf eine primitive Form zurück, so würde also das Spermatozoon einen Centronucleus, das Ei nur einen Nucleus beisteuern. Da nun ursprünglich, wie uns die Konjugation lehrt, in den beiden kopulierenden Zellen Centronuclei vorhanden sind, so würden wir zu dem Resultat kommen: es findet eine sexuelle Differenzierung in der Weise statt, daß die weibliche Zelle ihren Teilungsapparat verliert[1]) und die Teilung ihres Kernes von dem Centronucleus der männlichen Zelle mitbesorgt wird. Dies würde von Seiten dieses männlichen Centronucleus eine Wirkung über sich selbst hinaus verlangen, womit überhaupt der erste Schritt zu einer

1) oder inaktiv werden läßt (siehe unten).

Gegensätzlichkeit von Teilungsapparat und Kern gethan wäre. Man könnte, wenn auch nicht völlig zutreffend, sagen: in Hinsicht auf den weiblichen Kern ist der männliche Centronucleus bereits ein Centrosom. Die letzte Stufe wäre dann die, daß die Stellung, welche der männliche Centronucleus zum Eikern einnimmt, zu einer entsprechenden Scheidung in ihm selbst führt: er würde sich in einen dem Ei-Nucleus entsprechenden Sperma-Nucleus differenzieren und in ein Centrosom, welches nun den beiden Kernen gleich gegenübersteht. — Diese Hypothese würde mit den ähnlichen bisher aufgestellten zwar insofern übereinstimmen, als sie von einer parallelen Teilung zweier Centronuclei ausgeht, sie würde aber darin von ihnen abweichen, daß sie den einen der beiden Centronuclei nicht zum reinen Centrosom werden läßt; denn er würde sein Chromatin nicht verlieren, sondern nur von sich absondern.

Nach den vielen für unser Problem so äußerst förderlichen Ergebnissen der letzten Jahre steht zu hoffen, daß weitere Ausbreitung unserer Kenntnisse Zustände aufdecken wird, die auf die Art und die Motive der Centrosomenbildung neues Licht zu werfen geeignet sind. Einstweilen bemerke ich, daß ich mit R. Hertwig darin völlig übereinstimme, daß ich als Ausgangspunkt für die phylogenetische Entstehung der Centrosomen durchaus nicht einen zweikernigen Zustand für notwendig halte. —

Ich habe oben von den Vorteilen gesprochen, welche die Individualisierung der Centrosomen für das Zellenleben mit sich bringen dürfte; hier mag nun noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß sie auch nicht ohne Nachteile ist. Wenn 2 oder mehr Centronuclei in einer Zelle vereinigt sind und sich teilen, wie in einem vielkernigen Protozoon, so stören sie einander gegenseitig nicht; jeder Centronucleus teilt sich in 2 normale Tochtercentronuclei. Auch können, wie wir dies bei der Konjugation sehen, 2 Centronuclei sich an einander legen und sich gemeinsam teilen oder vorher völlig verschmelzen; niemals greift die Bipolarität des einen störend in die des anderen ein: die beiden spindelförmigen Centronuclei legen sich so neben einander, daß je ein Ende des einen mit einem des anderen zusammentrifft; ist aber ein einheitlicher konjugierter Centronucleus entstanden, so liefert er wie jeder sonstige direkt eine zweipolige Spindel[1]).

1) Diese Thatsachen sind es vor allem, die dagegen sprechen, daß den Polknöpfen des Netrums im Centronuclus schon Individualität zukommt.

Ist dagegen die Differenzierung eingetreten und es bestehen in einer Zelle anstatt unserer beiden Centronuclei zwei Kerne mit je einem Centrosom, so können die beiden Systeme und werden es in der Regel, falls sie nur nahe genug liegen, beim nächstfolgenden Teilungsschritt in einander eingreifen, indem jedes Centrosom dem anderen Kern gegenüber sich ebenso verhält, wie gegenüber dem eigenen, und jedes Tochtercentrosom seinem Schwestercentrosom durchaus nicht anders gegenübersteht als allen übrigen in der gleichen Zelle vorhandenen Tochtercentrosomen. Mit anderen Worten: es wird eine pathologische Teilungsfigur entstehen[1]) und ein pathologisches Produkt; die Individualität der Centrosomen giebt Gelegenheit zu Störungen, die auf dem primitiven Zustand nicht vorkommen können.

Die im Vorstehenden vertretene Auffassung läßt sich in zutreffender Weise in den zuerst von R. HERTWIG aufgestellten Satz formulieren, daß „das Centrosoma als ein selbständig gewordener Kernteil aufzufassen ist“. Doch wird man sich hierbei klar sein müssen, daß durch diesen Satz nur eine Etappe in der Geschichte des Cytocentrums ausgedrückt ist; er darf nicht so aufgefaßt werden, als enthalte er eine endgiltige Aussage über den Ursprung der Centrosomen. Dies wäre nur dann der Fall, wenn gezeigt werden könnte, daß der „Kern“ in seiner ursprünglichsten Form ein durch und durch gleichartiges Gebilde ist, das sich später in verschiedene Bestandteile differenziert, von denen einer schließlich in Gestalt des Centrosoms aus dem Kern austritt. Allein von einem solchen Zustand wissen wir nichts. Es ist ganz ebenso gut möglich, ja vielleicht wahrscheinlicher, daß das, was sich als Centrosom vom Kern ablöst, auf einer tieferen Stufe in den Kern aufgenommen worden ist, oder besser gesagt, daß ein im Protoplasma aufgetretenes Cytocentrum sich mit anderen im Protoplasma entstandenen Differenzierungen zu einem einheitlichen Gebilde, einem „Kern“, vereinigt hat (vergl. CALKINS, 27).

Die bisherigen Erörterungen beziehen sich auf das Problem, wie die Centrosomen phylogenetisch entstanden sind;

1) Vgl. hierzu meine Ausführungen in 11 und in 13, S. 166/167. Die besprochenen Eigentümlichkeiten individualisierter Cytocentren sind es, welche für die Vereinigung von Ei- und Samenzelle zur ersten Embryonalzelle besondere Einrichtungen fordern, wie ich sie in der Rückbildung oder Inaktivität des Ei-Centrosoma als gegeben erkannte.

wir kehren nun zurück zu der zu Anfang dieses Abschnittes aufgeworfenen Frage, wie diejenigen Fälle zu beurteilen sind, wo sich in einer Zelle vor unseren Augen aus dem „Kern“ heraus ein neues Centrosoma bildet. Diesen Vorgang hat SCHAUDINN (94) bei Heliozoen beobachten können, R. HERTWIG (65) hat ihn für Actinosphaerium beschrieben, und auch im unbefruchteten Seeigel-Ei konnte dieser Forscher (64) am Eikern die Entstehung mitotischer Figuren verfolgen, bei denen es zur Bildung von centrosomenähnlichen Körpern kam. Nach der oben aufgestellten Distinktion sind für Fälle dieser Art zwei Möglichkeiten in Betracht zu ziehen: entweder der Kern, der ein Centrosoma erzeugt, ist ein Centronucleus, er enthält also das Aequivalent des Centrosoms in sich und dessen Herausdifferenzierung ist ein Vorgang, vergleichbar dem angenommenen phylogenetischen; oder der fragliche Kern ist ein Nucleus, dann muß er, wenn wirklich das Vorhandensein eines neben ihm gelegenen Centrosoms ausgeschlossen werden kann, im Stande sein, Centrosomen durch eine nicht weiter analysierbare Art von „Regeneration“ hervorzubringen.

Wir wollen zunächst die erste Alternative ins Auge fassen. Schon oben habe ich hervorgehoben, daß das Selbständigwerden eines extranukleären Centrosoms dem „Kern“ die Qualität des Centronucleus nicht notwendig rauben müsse. Wie der Darmkanal auf einer tieferen Stufe diffus gewisse Funktionen ausübt, die sich später auf besondere von ihm abgegliederte Organe lokalisieren, daneben aber in diffuser Weise doch dem Darmrohr noch zukommen, so würden wir uns ein Gleiches für das Cytocentrum zu denken haben. Das Netrum, als dessen individualisierte Enden wir die Centrosomen auffassen, könnte sich immer wieder mit dem Chromatin im Kern vereinigen und diesem damit die Fähigkeit bewahren, unter Umständen wieder Centrosomen zu bilden. Zu betonen ist jedoch hierbei, daß dieses innerhalb des Kerns gelegene potentielle Centrum neben dem Centrosoma niemals zur Wirkung kommt, es erbt sich — vielleicht in Form von Spindelfasern — von einer Zellgeneration auf die nächste fort, übt aber, solange überhaupt ein Centrosom neben ihm thätig ist, eine Einwirkung auf die karyokinetischen Prozesse nicht aus.

Um dies klar zu machen, brauche ich nur auf zwei Erscheinungen hinzuweisen, deren außerordentliche Bedeutung für die Centrosomenlehre ich schon früher (13, p. 182 ff.; 15, p. 55 ff.) erörtert habe. Der Inhalt zweier oder dreier Kerne wird

ebenso zu einer zweipoligen Teilungsfigur vereinigt, wie der eines einzigen Kernes, falls in der betreffenden Zelle nicht mehr als 2 Centrosomen wirksam sind; und umgekehrt wird ein einziger Kern zur Bildung von 3, 4, 6 etc. Tochterkernen gezwungen, wenn die Zahl der ihn umgebenden und mit Kernelementen in Verbindung tretenden Centrosomen 3, 4, 6 etc. beträgt. Der uns hier besonders interessierende Eikern des Seeigel-Eies macht keine Ausnahme von dieser Regel.

Die nächstliegende Erklärung für diese Thatsachen ist natürlich die, daß den fraglichen Metazoenkernen jede Spur eines immanenten Cytocentrums fehlt, daß sie reine Nuclei sind. Allein wenn wir beachten, wie sich der Eikern im Seeigel-Ei unter Umständen verhält, wo kein Centrosoma neben ihm vorhanden ist oder wo die Spermacentrosomen nicht an ihn herangelangen können (O. und R. Hertwig, 66, R. Hertwig, 64, Ziegler, 109, Boveri, 19), so sind wir unbedingt genötigt, ihm die Eigenschaften eines Centronucleus zuzuerkennen, mit der Fähigkeit, unter der Einwirkung gewisser Reize individualisierte Centrosomen aus sich heraus zu bilden, falls die normaler Weise durch die Befruchtung ihm zugeführten fehlen. Sind dagegen die letzteren unter sonst gleichen Bedingungen vorhanden, so bleibt das intranukleäre Cytocentrum gewissermaßen latent [1]).

Am ehesten wird uns, um ein derartiges Verhältnis verständlich zu machen, die Vergleichung mit gewissen Regenerationserscheinungen der Metazoen dienen können. Der Tubularia-Stiel [2]) bleibt, solange ihm ein Hydranth aufsitzt, immer nur Stiel, er ist ein Teil des nicht individualisierten Cönosarks; sobald der Hydranth weggeschnitten ist, individualisiert sich aus dem der Schnittfläche angrenzenden Teil des Stieles ein neuer Hydranth. Aehnlich wäre es in unserem Falle. Was für gewöhnlich, d. h. beim Vorhandensein individualisierter Centrosomen, nur „achro-

1) Schon im I. Heft meiner Zellenstudien, S. 75 findet sich dieses merkwürdige Verhältnis angedeutet. Es heißt dort: „Der Kern des Seeigel-Eies besitzt, wie das Keimbläschen von Ascaris, an sich die Fähigkeit, die faserige Differenzierung durchzumachen und sich zu teilen (er ist, wie ich jetzt sagen würde, ein Centronucleus). Allein dieser Prozeß ist hier normaler Weise mit dem Auftreten zweier körperlicher Pole des Protoplasmas (der zwei Spermacentrosomen) verbunden, die an den Kern herantreten und ihn zwingen, eine dicentrische Anordnung zwischen ihnen anzunehmen."

2) Vgl. E. E. Bickford (6).

matische Kernsubstanz“ ist, individualisiert, nachdem das Centrosoma fehlt, ein solches aus sich heraus. Diese Betrachtungsweise führt zu der schon früher von mir vertretenen Anschauung (17, S. 33), daß das Centrosoma ein specifisches Zellenorgan nicht in dem Sinne ist, daß es aus einer specifischen chemischen Substanz bestehen müsse, sondern daß, ähnlich wie Stielzellen der Tubularia zu Hydranthenzellen werden, Teilchen einer im Kern enthaltenen Substanz, dadurch daß sie sich in besonderer Weise verändern und an einander gruppieren, sich zu einem Centrosoma umorganisieren.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, daß das im vorigen Abschnitt mehrfach erwähnte Ovocentrum des Seeigel-Eies nicht als individualisiertes Centrosom zu denken ist, sondern als ein intranukleäres latentes Cytocentrum. Der Eikern der Echiniden ist ein Centronucleus; er entspricht in dieser Beziehung, wie ich bereits 1887 (10, S. 75) hervorgehoben habe, dem Keimbläschen von Ascaris.

Hier erhebt sich nun die Frage, wie die fraglichen Kerne zu dieser Eigenschaft kommen und ob vielleicht alle Metazoenkerne Centronuclei sind mit der Fähigkeit, bei eintretendem Bedürfnis Centrosomen zu erzeugen? Daß dies letztere der Fall sei, halte ich für unwahrscheinlich, für ein bestimmtes Objekt, das Ascaris-Ei, sogar für ausgeschlossen, und zwar auf Grund gewisser früher von mir mitgeteilter Beobachtungen. Ich habe zwei Fälle beschrieben (13, S. 169, und 17, S. 20), wo in Eiern von Ascaris meg. die Reifungsprozesse abgelaufen waren und der Eikern vor der Auflösung stand, bezw. sich bereits aufgelöst hatte, ohne daß das Spermatozoon in Thätigkeit getreten war. In dem einen Falle war das Spermatozoon gelähmt in der Eiperipherie liegen geblieben, im anderen war gar keines vorhanden. In beiden Eiern war nun keine Spur von faseriger Differenzierung, von Centrosomen, Spindel, Sphären etc. vorhanden, obgleich nach dem Zustande der Chromosomen eine zweipolige Figur zu erwarten gewesen wäre. Ich schließe daraus, daß der Eikern von Ascaris ein reiner Nucleus ist, der die — offenbar primitive — Fähigkeit der Centrosomenbildung vollkommen verloren hat[1]). Das Gleiche möchte ich für die meisten Metazoen annehmen; doch werden nur

1) Nicht alles, was wir mit dem Verlegenheitsausdruck „achromatische Kernsubstanz“ bezeichnen, repräsentiert demnach ein Cytocentrum.

Versuche, bei denen einer, nach ihren sonstigen Eigenschaften zur Teilung geneigten Zelle das Centrosom genommen, der Kern aber gelassen wird, in dieser Frage eine Entscheidung bringen können.

Ist es nun richtig, daß der Eikern im Ascaris-Ei und somit auch der mit ihm ganz identische Spermakern ein Nucleus ist, während das Keimbläschen sich als Centronucleus dokumentiert, so muß ein Vorgang existieren, welcher entweder dem Keimbläschen selbst oder einem seiner Vorfahrenkerne den Charakter des Centronucleus verleiht. Und hier ist gewiß die vorläufig nächstliegende Annahme die, daß das Centrosoma der letzten Ovogonien-Generation seine Selbständigkeit aufgiebt und sich mit dem Kerne vereinigt. Für Fälle, wie sie SALA (93) und besonders E. FÜRST (46) beschrieben haben, wo statt der typischen Ovocytenspindeln (Netren) solche mit Centrosomen und Strahlungen vorliegen, wäre anzunehmen, daß entweder jene Vereinigung unterblieben ist oder daß sich von dem Centronucleus wieder Centrosomen abgespalten haben. In ähnlicher Weise wären wohl die Erscheinungen bei der Parthenogenese von Artemia, wie sie BRAUER (22) beschrieben hat, zu beurteilen. Die bei der Furchung auftretenden Centrosomen wären aus dem bei der Ovocytenteilung fungierenden Netrum abzuleiten.

Auch für den Kern des Seeigel-Eies wäre es denkbar, daß sein Cytocentrum aus dem inneren Centrosoma der II. Ovocytenspindel hervorgeht, wenn auch vielleicht mehr dafür spricht, daß bei den Seeigeln in allen Kernen ein latentes Cytocentrum erhalten bleibt. Ein Gleiches müssen wir für die Kerne der von SCHAUDINN auf diese Verhältnisse untersuchten Heliozoen annehmen.

Wir kommen so zu dem Ergebnis, daß es sich in den betrachteten Fällen, streng genommen, nicht um eine Neubildung von Centrosomen handeln würde. Denn wenn auch das Centrosoma als individualisiertes Gebilde vorher nicht vorhanden war, so entsteht es doch nicht als etwas eigentlich Neues, so wie es die künstlich erzeugten Centrosomen MORGAN's thun würden, sondern nur durch eine in genau regulierter Weise sich vollziehende Umbildung eines schon vorhandenen Cytocentrums. Ich möchte für diese Art der Bildung von Centrosomen einen Ausdruck anwenden, den DRIESCH (33) für die eigentümlichen Regenerationsvorgänge der Tubularien eingeführt hat: Reparation. Gewisse Centronuclei sind im Stande, unter bestimmten Bedingungen Centrosomen zu reparieren.

Von dieser Reparation würde ich als Regeneration (im engeren Sinn) den Fall unterscheiden, daß ein reiner Nucleus, dessen essentieller Bestandteil also nur Chromatin wäre, die Bildung eines neuen Centrosoms veranlassen könnte. Es wäre dieses Vermögen mit demjenigen in Parallele zu stellen, welches wir an Protozoen sehen, denen ein Teil ihres Körpers mit bestimmten Organen weggenommen, der Kern aber erhalten geblieben ist. Wie hier die Anwesenheit des Kernes der Zelle die Tendenz und Fähigkeit verleiht, die fehlenden Teile wieder zu ersetzen, so würde in unserem Falle der Mangel des Centrosoms als ein Defekt an der Totalität der Zelle empfunden und durch eine regulatorische Einwirkung von Seiten des Kernes der fehlende Teil wieder gebildet werden. Ich halte es jedoch nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen für unwahrscheinlich, daß Centrosomen in dieser Weise regeneriert werden. Man könnte vielleicht die Art, wie nach R. Hertwig die Abspaltung des Centrosoms vom Kern bei Actinosphaerium verläuft, auf die erörterte Möglichkeit beziehen. Allein es scheint mir doch viel näher zu liegen, auch hier die Bildung des Centrosoms an das Netrum des Kernes anzuknüpfen, wobei dessen dichte Imprägnation mit Chromatin einen, wohl nebensächlichen, Uebergang dieser Substanz auf das Centrosom zur Folge hat. Bei einer Ersetzung zu Grunde gegangener Centrosomen, wie ich sie als Regeneration gekennzeichnet habe, müßte wohl eher an eine Wirkung des Kernes gedacht werden, die sich ohne direkte Verwendung eines vorher schon geformten Kernteiles vollzieht.

In dem Satze R. Hertwig's, den ich Eingangs dieses Abschnittes citiert habe, ist die Vermutung ausgesprochen, daß die Rückbildung von Centrosomen, nachdem sie ihre Funktion bei der Zellteilung erfüllt haben, und ihre Wiederbildung (aus dem Kerne) zum Zweck der nächsten Teilung eine weit verbreitete, um nicht zu sagen gewöhnliche Erscheinung in den Zellen der Metazoen sein dürfte. Dieser Meinung kann ich mich nicht anschließen. Denn wir vermögen nun doch für eine genügende Zahl von Zellen, ja man darf fast sagen: für alle, bei denen eine genaue Untersuchung möglich war, zu verfolgen, wie sich das Centrosom als solches durch Teilung von einer Zellengeneration auf die nächste forterbt; und wie zäh sich diese Körperchen erhalten, dies lehren in unübertrefflicher Weise jene abnormen Fälle, wo eine Zelle eine größere Zahl von Centrosomen in sich birgt, die sich nun bei jedem weiteren Teilungsschritt verdoppeln. In gleichem Sinne

sprechen die in rascher Folge sich mehrenden Erfahrungen über das Vorhandensein von Centrosomen in den lange oder dauernd ruhenden Gewebszellen. Hier ist kein Zweifel mehr möglich, daß die Centrosomen zu Dauerorganen geworden sind.

Ich möchte diese Betrachtungen nicht schließen, ohne eine allgemeinere Bemerkung hinzuzufügen. Es läßt sich verstehen, daß Forscher, die die Centrosomen nur bei den höchsten Tieren zum Gegenstand ihrer Studien machen und sie hier als scharf individualisierte, aufs klarste begrenzte und durch Färbung darstellbare Körperchen finden, jenem Grenzgebiet, das hier behandelt wurde, mit einem gewissen Unbehagen, ja mit Antipathie gegenübertreten. Und etwas Niederschlagendes haben Erörterungen wie die vorstehenden in der That an sich; denn kaum auf andere Weise wird es uns so deutlich zum Bewußtsein gebracht, wie unendlich oberflächlich sich unsere Erkenntnis an diesen cellulären Phänomenen herumbewegt. Auf der anderen Seite aber ist das sozusagen Vage und Verschwommene, das die Centrosomenlehre durch das Zurückgehen auf die ursprünglichsten Zellenformen erhält, etwas Selbstverständliches. Was uns hier begegnet: daß die auf der höchsten Stufe sich darbietenden Merkmale schwinden und selbst der Name nicht mehr paßt, dies ist uns ja auf anderen Gebieten etwas längst Gewohntes. Wir stoßen uns nicht daran, daß die Säugetiere in ihren niedersten Repräsentanten nicht wirklich säugen, daß die Wirbeltiere, wenn wir bis zu den niedersten herabsteigen, keine „Wirbel“-Tiere mehr sind, daß wir zwischen Protozoen und Metazoen, zwischen Tier und Pflanze keine scharfe Grenze zu ziehen vermögen. Solche Erfahrungen sind, wo wir zum ersten Mal in einem neuen Gebiet auf sie stoßen, unserem Bedürfnis nach Definition und Rubriken, unbequem und doch im Grunde das Beste, was wir wünschen können. Denn es ist in der historischen Natur eines jeden organischen Gebildes mit Notwendigkeit begründet, daß, wenn wir nur diese ganze Geschichte kennen, eine einheitliche charakteristische Benennung, eine scharfe Definition und Begrenzung unmöglich ist. Dabei müssen wir uns eben immer gegenwärtig halten, daß mit der Schwierigkeit einer klassifikatorischen Darstellung zugleich unsere Einsicht in das Werden der organischen Welt gewachsen ist. Und dies ist doch die Hauptsache.

Abschnitt D.

Nomenklatur.

Im speciellen Teile dieser Arbeit habe ich, im Einklang mit meinen früheren Befunden bei Ascaris, den Nachweis geführt, daß die Astrosphäre in ihrem Mittelpunkt ein zusammengesetztes Gebilde enthält: einen größeren Körper (Centrosom) mit einem kleineren Korn (Centriol). Daß dieser größere Körper nicht kurzer Hand als ein „Teil der Sphäre" abgethan werden kann, braucht nach allem, was oben über ihn gesagt worden ist, nicht weiter begründet zu werden. Wenn die Erscheinungen, die wir beobachten können, richtig beschrieben werden sollen, müssen wir in der Astrosphäre noch zwei in einander geschaltete Bildungen unterscheiden, die durch besondere Namen zu bezeichnen sind. Wie man sie nennen will, ist dabei gleichgiltig, und man möge, wenn meine Bezeichnungen nicht passend scheinen, andere wählen. Was ich für sie beanspruche, ist lediglich dies, daß sie 1) historisch die richtigen und 2) an allen von mir betrachteten Objekten im gleichen Sinne gebraucht worden sind. Auf diese beiden Punkte will ich noch etwas näher eingehen.

Bei der Entscheidung der Frage, welches Gebilde den Namen Centralkörperchen oder Centrosom[1]) zu führen habe, handelt es sich nur darum, festzustellen, für welches er eingeführt worden ist. Ich stimme darin vollkommen mit Flemming überein, der sagt (41, S. 238): „Um aus den Verwirrungen herauszukommen . . . scheint es mir am besten, ganz genau historisch zu verfahren und den Namen Centralkörper (sollte eigentlich heißen: Centralkörperchen) gerade so anzuwenden, wie ihn Van Beneden

---

1) Diese beiden Ausdrücke habe ich (11) für Van Beneden's corpuscule central zuerst gebraucht. Wie Flemming (41, S. 238) und Meves (82, S. 496) zu der Meinung kommen, ich wolle unter Centrosom etwas anderes verstanden wissen als das Van Beneden'sche corpuscule central, weiß ich nicht. In meiner ersten Veröffentlichung, in der ich das Wort Centrosom gebraucht habe, ist damit bezeichnet ein außerhalb des Kernes gelegenes specifisches Körperchen, „das ich „Centrosoma" oder mit Van Beneden und Neyt „Centralkörperchen (corpuscule central)" nenne" (S. 152). Und in meiner letzten Veröffentlichung (17, S. 61) habe ich mich ausdrücklich gegen die Annahme verwahrt, daß mein Centrosom mit dem zu identifizieren sei, was Van Beneden „Markschicht der Sphäre" nennt.

gemeint hat." Diesen Weg also wollen wir im folgenden einschlagen.

Bekanntlich wird die Entdeckung der Centralkörperchen Van Beneden zugeschrieben, wenn auch, wovon oben schon die Rede war, Flemming und O. Hertwig an anderen Objekten entsprechende Gebilde schon etwas früher beschrieben hatten. Van Beneden aber war es jedenfalls, der diesem an den Enden der Teilungsspindel nachweisbaren Körperchen als „corpuscule polaire" zuerst einen Namen gegeben hat, und dieses Polkörperchen der Spindel ist später von vielen Beobachtern bei der Teilung von Zellen beobachtet worden. Im Jahr 1887 taufte Van Beneden sein corpuscule polaire in „corpuscule central" um, eine Bezeichnung, die übrigens schon 1879 Fol im gleichen Sinn gebraucht hatte. In Fol's (42) Figurenerklärung (S. 299) bedeutet ac — corpuscule central d'un aster.

Wenn man nun an die histiologischen Methoden und optischen Hilfsmittel der 70er Jahre denkt und daneben betrachtet, was die Autoren damals als corpuscule polaire oder central abgebildet haben, so ist kein Zweifel möglich: soweit sie überhaupt etwas Deutliches gesehen haben, ist es das Gebilde gewesen, welches ich Centrosom nenne, nicht dessen centrale Differenzierung. Von besonderer Wichtigkeit ist es natürlich, festzustellen, was Van Beneden selbst unter diesen Bezeichnungen verstanden hat. Seiner Darstellung liegen neben anderen Objekten zwei zu Grunde, die im speciellen Teile dieser Arbeit ausführlich behandelt worden sind: die Eier und Spermatocyten von Ascaris megalocephala. Statt einer weitläufigen Erörterung reproduziere ich zwei seiner Bilder in Fig. 7a (Taf. I) und Fig. 101 (Taf. VIII) und bitte, sie mit den meinigen zu vergleichen [1]). Ich denke nicht, daß sich angesichts dieser Gegenüberstellung noch eine Stimme erheben wird, um zu behaupten, was Van Beneden abgebildet hat, entspreche meinem Centralkorn oder Centriol. Sein corpuscule central ist überall, wenn auch manchmal in verdorbener Gestalt, das gleiche Gebilde, das ich Centralkörperchen genannt habe; das von mir beschriebene centrale Korn (Centriol) hat Van Beneden überhaupt nicht gesehen. Damit fällt natürlich von selbst die von manchen Seiten ausgesprochene Annahme, daß mein Central-

1) Auch vergleiche man hier nochmals die in Fig. 76 *a* und Fig. 83 *a* (Taf. VI) reproduzierten Abbildungen von Van Beneden und Neyt mit meinen entsprechenden Figuren.

körperchen mit VAN BENEDEN's Markschicht der Sphäre zu identifizieren sei, und es ist fast überflüssig, noch auf meine Figg. 85, 86, Taf. VI, zu verweisen, wo im Umkreis des zu seiner vollen Größe gelangten Centrosoms die Markschicht ganz so, wie VAN BENEDEN sie gezeichnet hat, zu sehen ist.

Ist damit gezeigt, daß meine Anwendung des Wortes „Centralkörperchen" vollkommen der VAN BENEDEN'schen entspricht und daß also z. B. die in Fig. 102 (Taf. VIII) von einem Ascaris-Ei gezeichneten Kugeln samt ihren 2 winzigen Körnchen die Centralkörperchen oder Centrosomen im ursprünglichen Sinne des Wortes [1]) darstellen, so versteht es sich von selbst, daß auch die in jeder Hinsicht gleichwertigen Kugeln, wie sie in Fig. 27, 54, 56 und 19, 20 vom Seeigel-Ei und der Ovocyte von Diaulula ab-

---

1) In seinen Untersuchungen über Thysanozoon (99) teilt VAN DER STRICHT mit (S. 389), daß VAN BENEDEN sich entschieden dahin geäußert habe, daß in den Ovocyten von Thysanozoon das winzige Körnchen, welches man sofort als das Aequivalent meines Centralkorns erkennt, seinem corpuscule central entspreche. Wenn VAN BENEDEN dieses Korn jetzt als corpuscule central bezeichnen will, so ist dagegen nichts einzuwenden; wenn er aber mit jener Aeußerung sagen wollte, daß das von VAN DER STRICHT gefundene Korn seinem früher bei Ascaris beschriebenen corpuscule central entspreche, so befindet er sich in einem Irrtum. Es giebt nicht leicht eine entschiedenere Uebereinstimmung, als sie zwischen den Bildern VAN DER STRICHT's und denen VAN BENEDEN's besteht. Man sieht hier und dort die dunklere dichtere Rindenschicht der Sphäre, man sieht die hellere, schwächer radial gezeichnete Markschicht der Sphäre, in dieser hier wie dort ein kugeliges dichteres Körperchen, so groß, daß man leicht Strukturen darin erkennen kann, das alte VAN BENEDEN'sche corpuscule central. Was VAN DER STRICHT's Figuren mehr zeigen, ist ein in diesem kugeligen Körperchen gelegenes kleines Korn, das Centriol, welches VAN BENEDEN entgangen war. — Uebrigens widerspricht VAN BENEDEN mit dieser bei VAN DER STRICHT gemachten Aeußerung nicht nur seiner alten Bezeichnungsweise für das Ascaris-Ei, sondern auch der Terminologie, die er ganz neuerdings (1897) für Objekte angewandt hat, die der von VAN DER STRICHT untersuchten Polyclade (Thysanozoon) aufs nächste verwandt sind, nämlich einige andere Polycladen, deren Eireifung und Befruchtung FRANCOTTE (44) in einer unter VAN BENEDEN's Aegide ausgeführten interessanten Arbeit beschrieben hat. Sowohl in der Abhandlung FRANCOTTE's wie in VAN BENEDEN's Bericht über dieselbe (45) wird als corpuscule central die große in der Sphäre enthaltene Kugel bezeichnet; das von VAN DER STRICHT nachgewiesene kleine Korn hat FRANCOTTE gar nicht beobachtet.

gebildet sind, als Centralkörperchen bezeichnet werden müssen. Darüber noch ein Wort zu verlieren, scheint mir unnötig zu sein. Ist aber in diesem Punkte kein Zweifel möglich, dann ist es klar, daß auch der noch viel größere Körper, der im Seeigel-Ei während der Anaphasen aus dieser Kugel wird (Fig. 58), als Centralkörperchen zu bezeichnen ist und daß überhaupt in dem Kreislauf, den ich von diesem Gebilde beschrieben habe, die Schicksale eines Centralkörperchens beschrieben worden sind.

Wenn es sich dabei nun herausstellt, daß das Centralkörperchen ein komplizierteres Gebilde ist, als man bisher vielfach annahm, und daß es sich in seinen Schicksalen bei manchen Objekten anders verhält als nach den gangbaren Vorstellungen, so müssen eben, wie stets bei einem Fortschritt der Wissenschaft, diese Vorstellungen geändert werden. Schon mehrfach wurde im Laufe dieser Arbeit erwähnt, daß nach manchen Angaben, so besonders nach denen von Van der Stricht für Thysanozoon (99), das Centralkörperchen nicht als Ganzes von einer Zellengeneration auf die nächste übergehen soll, sondern nur das Centriol, um welches dann erst wieder ein neues Centrosom entsteht. Nachdem ich im Seeigel-Ei Verhältnisse festgestellt habe, die mit denen in den Ovocyten von Thysanozoon die größte Aehnlichkeit haben, dabei aber zeigen konnte, daß doch eine wirkliche Kontinuität der Centrosomen besteht, die nur bei mancher Präparationsweise äußerst schwer nachweisbar ist, dürften Van der Stricht's und ähnliche Angaben wohl noch der Bestätigung bedürfen. Sollte es sich aber wirklich so verhalten, wie er es angiebt, dann müssen wir eben unsere Anschauung, daß das Centralkörperchen überall ein dauerndes Zellenorgan sei, aufgeben, so gut wir dies für den Kern längst thun mußten. Und wie wir gewisse Formen der Karyokinese eine indirekte (nur durch das Chromatin vermittelte) Kernteilung nennen, so könnten wir in solchen Fällen von einer indirekten, nur durch das Centriol vermittelten, Centrosomenteilung sprechen.

Ich habe mich bisher nur an den morphologischen Befund und die für denselben eingeführte Bezeichnungsweise gehalten. Nun ist noch darauf hinzuweisen, daß auch nach unserer physiologischen Auffassung nur das größere der beiden Gebilde historisch auf den Namen Centralkörperchen Anspruch machen kann. Stets hat man unter Centralkörperchen das Centrum der Astrosphäre verstanden, sei es als Erregungs-, sei es als Insertionscentrum. In beider Bedeutung kann, wie oben dargelegt,

nur das größere Körperchen als Centralorgan der Sphäre angesehen werden.

Wie sind nun die Befunde der Wirbeltierhistiologen nach der von VAN BENEDEN und mir aufgestellten Terminologie zu bezeichnen?

Meine Untersuchungen zeigen, wie schwer es unter Umständen sein muß zu entscheiden, ob ein Centrosom oder Centriol vorliegt. Wer könnte, wenn ihm von den Furchungszellen des Pferdespulwurms nichts anderes bekannt wäre als das in Fig. 94 dargestellte Stadium mit 2 kleinen, schwarz gefärbten Körperchen, angeben, ob dies die Centrosomen oder Centriolen sind? Aehnlich aber stehen wir, der Natur der Sache nach, den histiologischen Befunden gegenüber, wozu als ein weiteres ungünstiges Moment die Kleinheit der Elemente kommt. Zieht man noch in Erwägung, daß in Fällen, wo die Eisenhämatoxylinmethode zur Darstellung der Centren dient, die konzentrische Entfärbung eine gewisse Rolle spielen wird, so wird man zugeben müssen, daß uns zu einer sicheren Entscheidung für die meisten Litteraturangaben noch die nötigen Grundlagen fehlen. Ich selbst war früher geneigt, die zuerst von FLEMMING bei Salamandra gefundenen Doppelkörperchen als Centriolen in Anspruch zu nehmen, und ich habe speciell die von M. HEIDENHAIN in den Kaninchen-Leukocyten nachgewiesenen Körperchen als solche gedeutet. Auch viele anderen Autoren teilen offenbar diese Meinung. Wenn ich neuerdings wieder zweifelhaft geworden bin und eher dazu neige, die fraglichen Körperchen als Centrosomen anzusehen, so bestimmt mich dazu vor allem folgender Grund. Ich habe schon oben hervorgehoben und an einem Beispiel dargethan, daß sich die Größe der Centrosomen, wenn auch nicht streng, nach der Größe der Zellen richtet. Wie klein sind nun die meisten Gewebezellen der Wirbeltiere im Vergleich zu einem Ascaris- oder gar zu einem Seeigel-Ei! Wenn hier jene Regel nur einigermaßen anwendbar ist, so müssen wir in einer solchen Zelle ganz winzig kleine Centrosomen erwarten; und wenn man nun die Doppelkörperchen betrachtet, wie sie von FLEMMING, HEIDENHAIN, ZIMMERMANN, MEVES, LENHOSSEK u. a. von ruhenden Zellen abgebildet worden sind, so wird man zu dem Schluß kommen: der Größe nach sind es die Centrosomen, ja sogar große Centrosomen, womit weiterhin stimmen würde, daß die Existenz eines größeren Körpers in ihrem Umkreis von den meisten Autoren entschieden bestritten wird. Daß sich in Centrosomen von solcher absoluten

Kleinheit nicht noch kleinere Gebilde erkennen lassen, ist selbstverständlich, und der Nachweis von Centriolen kann hier also gar nicht erwartet werden. Es giebt gewiß manches wichtige Problem in betreff der Centrosomen, für welches gerade die hochdifferenzierten Gewebezellen von größter Bedeutung sind; allein für Fragen über Struktur und Strukturveränderung dieser Gebilde können sie nicht maßgebend sein. Hier werden stets die großen Zellen, wie Eier und Furchungszellen, die wir überdies leicht in allen Phasen von einer Teilung zur nächsten beobachten können, als Paradigma dienen müssen.

Ich möchte das Gesagte dahin zusammenfassen: Wenn die Histiologen die von ihnen in den Gewebezellen gefundenen Doppelkörperchen „Centralkörperchen“ oder „Centrosomen“ nennen, so haben sie nicht nur vollkommen recht, diese Namen promiscue zu gebrauchen, sondern sie folgen damit auch höchst wahrscheinlich der alten Nomenklatur von Van Beneden und mir, indem es in der That nahezu sicher ist, daß diese Körperchen den Gebilden entsprechen, die Van Beneden und ich für das Ascaris-Ei beschrieben haben. Sollte sich aber wider Erwarten ergeben, daß die fraglichen Körperchen der Histiologen in manchen Fällen den von mir bei Ascaris entdeckten winzigen Körnern, den Centralkörnern oder Centriolen, entsprechen, so würde es vielleicht möglich sein, sie auch so zu nennen.

Zum Schluß scheint es mir nicht unnütz zu sein, über die Zweckmäßigkeit der vorgeschlagenen Terminini noch einiges zu sagen.

Ich habe für „Centralkörperchen“ die Bezeichnung „Centrosoma“ eingeführt, weil es mir schien, daß für dieses Gebilde ein klarer und einfacher technischer Ausdruck am Platze sei. In dieser Meinung, daß celluläre Teile und Konfigurationen mit besonders für sie gebildeten wissenschaftlichen Namen bezeichnet werden sollen, finde ich mich ja wieder in voller Uebereinstimmung mit Flemming, der selbst die Nomenklatur der Zelle mit einer Reihe griechischer Namen bereichert hat. Der Ausdruck „Centralkörperchen“ geht noch zur Not als technischer Ausdruck, indem das Diminutivum ihn über eine ganz indifferente Bezeichnung einigermaßen hinaushebt. Höchst ungeeignet als wissenschaftlicher Name ist dagegen das Wort „Centralkörper“; denn es ist der nächstliegende und stets gebrauchte Ausdruck für irgend ein in irgend einem Mittelpunkt gelegenes körperliches Gebilde. So kann

man diesem Wort überall begegnen [1]), und zum Beweis dafür, wie wenig gerade die Sprache des Zellenforschers auf dasselbe als auf eine indifferente Bezeichnung zu verzichten gewillt ist, sei nur angeführt, daß seit der Zeit, wo wir die cellulären Centren als „Centralkörper" benennen, dieser Ausdruck von Bütschli und von Born für ganz andere Teile von Zellen verwendet worden ist, von Bütschli (23) für einen centralen Bereich in Bakterien, den er damals für den Kern zu halten geneigt war, von Born (8) für ein im Amphibien-Keimbläschen zu beobachtendes, „mehr oder weniger kugeliges Centrum, welches die Chromatinfadenstränge und zwischen diesen eine wechselnde Zahl verkleinerter und häufig abgeblaßter Nukleolen enthält" (S. 21). Aber damit nicht genug, ergiebt sich schon allein für die Sphärenlehre die Notwendigkeit, den indifferenten Ausdruck Centralkörper neben einem Terminus technicus zur Verfügung zu haben, wie Morgan's künstliche Astrosphären lehren, welche die deutlichsten Centralkörper, d. h. centrale körperliche Differenzierungen, aber keine Centrosomen enthalten.

Daß unter solchen Umständen das Bedürfnis nach einem unzweideutigen, womöglich aus dem Vorrat einer toten Sprache gebildeten Terminus technicus besteht, ist klar. Das Wort **„Centrosoma"** ist ein solcher, und daß er brauchbar ist, dies scheint mir durch seine Anwendung sowohl für tierische wie pflanzliche Objekte in allen Sprachen, in denen über die Zellen geschrieben wird, erwiesen zu sein. In der That dürfte er allen Anforderungen, die an einen technischen Ausdruck gestellt werden können, genügen. Er ist erstens sinngemäß und bezeichnend und in dieser Hinsicht dem Wort Centralkörperchen jedenfalls gleichwertig; er ist zweitens, worauf Flemming mit Recht stets großen Wert legt, kurz und in der jetzt gewöhnlich gebrauchten Form „Centrosom" dem Wort Centralkörperchen, auch nachdem es um seine Diminutiv-Endung gestutzt worden ist, in dieser Hinsicht erheblich überlegen; er ist drittens so bestimmt fixiert, wie es ein technischer Ausdruck in den biologischen Wissenschaften überhaupt sein kann.

Gerade diese Eigenschaft ist ihm zwar von manchen Seiten abgesprochen, dagegen für den Ausdruck „Centralkörper" betont worden, daß die Histiologen unter ihm überall

---

1) So bezeichnete z. B. Flemming seiner Zeit den Spermakern des Seeigel-Eies als Centralkörper der Spermastrahlung.

dieselben im ganzen Tierreich wiederkehrenden kleinen, in Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren, kugeligen Körperchen verstünden, deren Gleichwertigkeit zweifellos sei. Wie es mit dieser „durchgängigen morphologischen Identität" der „Centralkörper" bestellt ist, habe ich oben dargethan. In der That hat HEIDENHAIN, der in dieser Beziehung am konsequentesten zu sein glaubt, als Centralkörper in diesem angeblich strengen Sinne bezeichnet:

1) unzweifelhafte Centrosomen; denn die schwarzen „Centralkörper", die er z. B. in seiner Fig. 12a (55, S. 261) abbildet, können nach ihrer Größe und nach der Art, wie die Spindelfasern sich bis an ihre Oberfläche heran verfolgen lassen, nur Centrosomen sein;

2) unzweifelhafte Centriolen; denn er betrachtet die z. B. von KOSTANECKI im Seeigel-Ei nachgewiesenen Körnchen, deren Identität mit meinen Centriolen unzweifelhaft ist, als „Centralkörper";

3) Färbungsartefakte, die in ihrer Größe zwischen Centrosomen und Centriolen in der Mitte stehen, hervorgebracht durch konzentrisches Auswaschen des Eisenhämatoxylins; auch diese Kunstprodukte, welche in der Arbeit von KOSTANECKI und SIEDLECKI eine so große Rolle spielen, bezeichnet HEIDENHAIN (55, S. 247) als „Centralkörper";

4) pathologische Produkte, nämlich die Granula bei körnigem Zerfall der Centrosomen, so in den vielkernigen Riesenzellen der Kaninchenlymphdrüse (55).

Wenn also der Terminus Centrosom bisher nicht überall im gleichen Sinne angewendet worden ist, so teilt er dieses Geschick vollkommen mit der Bezeichnung Centralkörper; und es besteht kein Hindernis, beide von Anfang an gleichbedeutenden Ausdrücke von jetzt an streng für dasjenige Gebilde zu gebrauchen, für das sie eingeführt worden sind, und die in demselben nachweisbaren kleineren Gebilde mit einem besonderen Namen zu belegen.

Diese Einschlüsse als „Centralkörper" zu benennen, wenn das ganze Gebilde „Centrosoma" heißt, ist kaum angängig. Denn abgesehen von der historisch gleichen Bedeutung beider Ausdrücke, ist ja der eine nur eine wörtliche Uebersetzung des anderen. Sodann aber ist für jene Fälle, wo diese in Rede stehenden kleineren Gebilde richtig erkannt, d. h. als Einschlüsse des wirklichen Centralkörperchens nach-

gewiesen worden sind (von mir im Ascaris-Ei, von Brauer in den Spermatocyten von Ascaris, von Mac Farland bei Diaulula), längst ein besonderer deutscher Ausdruck für dieselben eingeführt, der nicht nur kürzer, sondern auch bezeichnender ist, nämlich Centralkorn.

Für dieses deutsche Wort habe ich in vorstehender Arbeit den Terminus technicus **Centriol** (Centriolum) gebraucht, eine Bezeichnung, die ich 1895 (17, S. 66) für kleine Körperchen vorgeschlagen habe, die sich als Einschlüsse des Centrosoms darstellen. Ich habe damals die Centriolen nicht ausdrücklich mit den Centralkörnern identifiziert, aber eine Identität beider auch nicht ausgeschlossen. Nachdem bereits viele Autoren diesen neuen Terminus acceptiert und für Centralkorn gebraucht haben, scheint es mir zweckmäßig zu sein, ihn weiter in diesem Sinne zu gebrauchen.

Wie hier eine Diminutivbildung von „Centrum“ zu einem technischen Ausdrucke gemacht worden ist, so dürfte es sich überhaupt empfehlen, alle auf die Centrosomen und ihre Bestandteile bezüglichen Termini durch Zusammensetzung mit dem Worte „Centrum“ zu bilden, und umgekehrt alle so zusammengesetzten Ausdrücke nur für die in Rede stehenden Teile der Zelle anzuwenden. So habe ich im Vorstehenden die Substanz des Centrosoms **„Centroplasma“** genannt, ein Ausdruck, der ja schon früher von manchen Autoren ungefähr im gleichen Sinne verwendet worden ist, während Erlanger die Substanz der Sphäre so bezeichnet hat. Ich sehe mit Flemming keinen Grund für eine derartige Anwendung des Wortes, die nur zu Verwirrungen führen muß. Hat man für die Substanz der Sphäre einen besonderen Namen nötig, so ist hierfür der alte Ausdruck **Archiplasma** (Archoplasma) vorhanden, den man, wenn man ihn vermeiden will, durch „Sphäroplasma“ ersetzen könnte. Der Terminus „Archiplasma“ oder der Strasburger'sche Namen „Kinoplasma“ ist jedoch deshalb meines Erachtens vorzuziehen, weil es darauf ankommt, eine Bezeichnung zu haben, welche auch dann auf diese Substanz paßt, wenn sie nicht zu einer „Sphäre“ zusammengezogen ist.

Es giebt Fälle, wo man von den cellulären Centren zu sprechen hat, ohne daß ein so bestimmter Ausdruck wie Centrosoma passend erscheint, sei es, daß die Darstellungsmittel ein scharf begrenztes körperliches Gebilde überhaupt nicht erkennen lassen [1]),

1) In manchen Fällen dieser Art könnte man anstatt von Centrosomen von „Centroplasmen“ sprechen.

wie es lange Zeit für das Seeigel-Ei der Fall war, sei es, daß sich nicht entscheiden läßt, ob das, was zur Beobachtung kommt, das Centrosom oder Centriol ist; oder auch da, wo es sich um jene im Kapitel VII, Absatz b beschriebenen phylogenetischen Vorstufen handelt, welche noch nicht als „Centrosomen" bezeichnet werden können. Solchen Bedürfnissen nach einem ganz indifferenten Ausdruck entspricht am besten der, soviel ich weiß, zuerst von E. Van Beneden vorgeschlagene Terminus **„Cytocentrum"**, den ich im Laufe der vorstehenden Betrachtungen vielfach gebraucht habe. Ihm schließen sich dann völlig sinngemäß die specielleren Termini von Fol: Ovo- und Spermocentrum an.

Manche Autoren gebrauchen da, wo ich den Ausdruck Cytocentrum anwende, den Heidenhain'schen Terminus „Mikrocentrum", wobei jedoch zu bemerken ist, daß nach Heidenhain's Aufstellung diese beiden Begriffe sich nicht decken. Denn das Wort Mikrocentrum im Sinne Heidenhain's bedeutet das eine Mal ein einzelnes, wenn auch unter Umständen in Zwei- oder Mehrteilung begriffenes Cytocentrum (Centrosoma), das andere Mal einen Cytocentrenhaufen, so daß also z. B. Heidenhain's Figg. 51 und 60 von Riesenzellen des Knochenmarkes (54) nur ein einziges Mikrocentrum, aber zahlreiche Cytocentren dargestellt enthalten. Daß der Begriff des Mikrocentrums in dieser Fassung unhaltbar ist, glaube ich schon früher (17) und wieder oben (Kapitel V, Absatz c) gezeigt zu haben. Aber selbst wenn diese ursprüngliche Bedeutung, um derentwillen vor allem der Terminus aufgestellt worden ist, fallen gelassen würde, dürfte er kein glücklicher sein. Zwei Motive könnten für seine Bildung in Betracht kommen; 1) daß er ein bezeichnender Ausdruck ist für das, was er benennen soll, 2) daß eine phylogenetische Wertigkeit durch ihn hervorgehoben wird. Beide Bedingungen erfüllt er nicht. Das Mikro- verlangt ein Makro-, das nicht existiert; denn niemand wird das Verhältnis von Centrosoma und Kern durch ihre Gegenüberstellung als Mikro- und Makrocentrum gekennzeichnet finden. So könnte der Ausdruck nichts anderes bezwecken, als die Konception M. Heidenhain's zu perpetuieren, wonach das Centrosoma dem Mikronucleus, der „Kern" dem Makronucleus der ciliaten Infusorien entspreche, eine Anschauung, deren Unhaltbarkeit zweifellos ist.

Ich stelle zum Schluß die von mir gebrauchten Termini übersichtlich zusammen:

1) Centrosoma = Centralkörperchen (corpuscule central, corpuscule polaire), die größere der beiden in einander geschalteten körperlichen Differenzierungen im Centrum der Sphären.

Doppelcentrosom, ein in Zweiteilung begriffenes Centrosom, dessen Hälften noch zu einem einheitlichen Körper verbunden sind. — Der Prozeß, durch den ein solches zweiteiliges Centrosom entsteht, ist der der Verdoppelung, im Gegensatz zu dem der Separation, worunter die Trennung der beiden Hälften zu zwei neuen Sphärenmittelpunkten zu verstehen ist (vgl. S. 111). Ein in simultaner Dreiteilung begriffenes Centrosom wäre als Tripelcentrosom zu bezeichnen.

2) Centroplasma, die Substanz des Centrosoms.

3) Centriol = Centralkorn, das kleine in Ein- oder Zweizahl vorhandene Korn in der Mitte des Centrosoms.

4) Cytocentrum, indifferenter Ausdruck für das Centralorgan der Sphäre oder dessen Aequivalent. Das Centrosoma ist ein individualisiertes Cytocentrum.

5) Centronucleus, ein Kern, der ein Cytocentrum, sei es diffus, sei es konzentriert, in sich enthält (vgl. S. 183).

6) Netrum, im ursprünglichsten Falle der aus achromatischen Teilen des Centronucleus sich differenzierende zweipolige Fadenapparat (Spindel), sodann die aus manchen Centrosomen (Typus Diaulula) bei deren Teilung hervorgehende Centralspindel (vgl. S. 182).

7) Kinetische Periode des Centrosoms, diejenige, während deren das Centrosom im Stande ist, eine zu karyokinetischer Wirkung befähigte Sphäre (Kinosphäre) zu erzeugen (vgl. S. 157 und S. 123).

8) Reparation des Centrosoms, Bildung eines Centrosoms aus einem diffusen Cytocentrum des Kernes (vgl. S. 193).

9) Regeneration des Centrosoms, Bildung eines solchen ohne Anknüpfung an ein bereits vorhandenes Cytocentrum (vgl. S. 194).

Litteraturverzeichnis.

1) Ballowitz, E., Ueber Sichtbarkeit und Aussehen der ungefärbten Centrosomen in ruhenden Gewebszellen. Zeitschr. f. wiss. Mikr. u. mikr. Techn., Bd. XIV, 1897.
2) Behrens, G., Die Reifung und Befruchtung des Forelleneies. Dissert. Würzburg 1898.
3) Van Beneden, E., Recherches sur les Dicyemides. Bull. de l'Acad. Roy. de Belg., Sér. II, T. 41 et 42, 1876.
4) — Recherches sur la Maturation de l'Oeuf, la Fécondation et la Division cellulaire. Gand et Leipzig 1883.
5) — et Neyt, Nouvelles Recherches sur la Fécondation et la Division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. Roy. Belg., Sér. IV, T. 14, 1887.
6) Bickford, E. E., Notes on Regeneration and Heteromorphosis of Tubularian Hydroids. Journ. of Morph., Bd. IX, 1894.
7) Blochmann, F., Ueber die Kernteilung bei Euglena. Biol. Centralbl.. Bd. XIV, 1894.
8) Born, G., Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1894.
9) Boveri, Th., Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, 1887.
10) — Zellen-Studien, Heft 1. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. Jena 1887.
11) — Ueber den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, 1887.
12) — Ueber partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. IV, 1888.
13) — Zellen-Studien, Heft 2. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala. Jena 1888.
14) — Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. V, 1889.
15) — Zellen-Studien, Heft 3. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena 1890.

16) Boveri, Th., Befruchtung. Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. I, Jahrg. 1891.
17) — Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. d. Phys.-Med. Ges. zu Würzburg, N. F., Bd. XXIX, 1895.
18) — Ueber die Befruchtungs- und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier etc. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. II, 1895.
19) — Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. d. Phys.-Med. Ges. zu Würzburg, Jahrgang 1896.
20) — Die Entwickelung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift für C. von Kupffer. Jena 1899.
21) Brauer, A., Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, 1893.
22) — Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1893.
23) Bütschli, O., Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.
24) — Ueber die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. d. Naturh.-Med. Ver. zu Heidelberg, N. F., Bd. IV, 1891.
25) — Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figuren. Verh. d. Naturh.-Med. Ver. zu Heidelberg, N. F., Bd. V, 1892.
26) — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
27) Calkins, G. N., The Phylogenetic Significance of Certain Protozoan Nuclei. Annals N. Y. Acad. Sci., XI, 1898.
28) — Mitosis in Noctiluca miliaris. Journ. of. Morph., Vol. XV, 1898.
29) Carnoy, J. B., La cytodiérèse de l'oeuf. Ca Cellule, Tome 2, 1886.
30) Coe, W. R., The Maturation and Fertilization of the Egg of Cerebratulus. Zool. Jahrb., Abt. f. An. u. Ont., Bd. XII, 1899.
31) Doflein, F., Karyokinese des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L, 1897.
32) — Ueber die Fortpflanzung von Noctiluca. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, Jahrg. 1899.
33) Driesch, H., Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, Jahrgang XLI, 1896.
34) — Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. VIII, 1898.
35) von Erlanger, R., Ueber die Befruchtung und erste Teilung des Ascariseies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX, 1897.

36) VON ERLANGER, R., Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung. II. Ueber die Befruchtung und erste Teilung des Seeigel-Eies. Biol. Centralbl., Bd. XVIII, 1898.
37) FARMER, J. B., On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae. Annals of Botany, Vol. IX, 1895.
38) FISCHER, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
39) FLEMMING, W., Studien in der Entwickelungsgeschichte der Najaden. Sitz.-Ber. d. K. K. Ak. d. Wiss. Wien, Bd. LXXI, 1875.
40) — Ueber Teilung und Kernformen bei Leukocyten, und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891.
41) — Morphologie der Zelle. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Jahrg. 1897.
42) FOL, H., Recherches sur la Fécondation et le Commencement de l'Hénogénie chez divers Animaux. Mém. Soc. de Phys. et d'Hist. Nat., Genève 1879.
43) — Le Quadrille des Centres. Arch. Sc. Phys. et Natur. II. Pér., T. 25, 1891.
44) FRANCOTTE, P., Recherches sur la Maturation, la Fécondation et la Segmentation chez les Polyclades. Mém. cour. etc. publ. par l'Ac. roy. de Belgique, Tome 55, 1897.
45) — Rapport de M. ED. VAN BENEDEN, premier commissaire. Bull. de l'Akad. des Sciences de Belgique, 1897.
46) FÜRST, E., Ueber Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, 1898.
47) GREEFF, R., Ueber den Bau und die Entwickelung der Echinodermen. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Nat.-Wiss. zu Marburg, 1876.
48) GRIFFIN, B. B., The History of the Achromatic Structures in the Maturation and Fertilization of Thalassema. Transact. N. Y. Acad. Sc., 1896.
49) HÄCKER, V., Ueber die Bedeutung der Centrosomen. Arch. f. mikr. Anat., XLII, 1893.
50) HAMMAR, J. A., Ueber Sekretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Jahrg. 1897, Suppl.
51) HALLEZ, Recherches sur l'Embryogénie et sur les Conditions du Développement de quelques Nématodes. Mém. Soc. Sciences Lille, Sér. IV, T. 15.
52) HARPER, R. A., Kernteilung und freie Zellbildung in Ascus. Cytologische Studien aus dem Bonner Botanischen Institut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897.
53) HEIDENHAIN, M., Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift zum 50jähr. Doktorjub. KOELLIKER's. Leipzig 1892.
54) — Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1894.

55) Heidenhain, M., Ueber die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen sowie über die Centralkörperfrage im allgemeinen. Morpholog. Arbeiten, Bd. VII, 1897.
56) — Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der centrierten Systeme. Morph. Arb., Bd. VII, 1897.
57) — und Cohn, Th., Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos etc. Morphol. Arbeiten, Bd. VII, 1897.
58) Henneguy, L. F., Nouvelles Recherches sur la Division cellulaire indirecte. Journ. Anat. Phys., T. 27, 1891.
59) — Sur les Rapports des Cils vibratils avec les Centrosomes. Arch. de l'anat. microscop., Vol. I, 1898.
60) Hertwig, O., Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I. Teil. Morph. Jahrbuch, Bd. I, 1875.
61) — Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.
62) — R., Ueber Befruchtung und Konjugation. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 1892.
63) — Ueber Centrosoma und Centralspindel. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, Jahrg. 1895.
64) — Ueber die Entwickelung des unbefruchteten Seeigel-Eies. Festschrift für Gegenbaur. Leipzig 1896.
65) — Ueber die Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. k. bayr. Ak. d. Wiss., II. C., Bd. XXIX, 1898.
66) — O. und R., Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.
67) Hill, M. D., Notes on the Fecundation of the Egg of Sphaerechinus granularis etc. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S., Vol. XXXVIII, 1895.
68) His, W., Ueber Zellen- und Syncytienbildung. Studien am Salmonidenkeim. Abh. d. math.-phys. Cl. d. k. sächs. Ak. d. Wiss., Bd. XXIV, 1898.
69) Ishikawa, C., Studies of Reproductive Elements. II. Noctiluca miliaris Sur.; its Division and Spore-Formation. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Japan, Vol. VI, 1894.
70) Keuten, J., Die Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LX, 1895.
71) v. Klinckowström, A., Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897.
72) Kostanecki, K., Ueber die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigel-Ei. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. VII, 1896.
73) — und Siedlecki, Ueber das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX, 1897.
74) Lauterborn, R., Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.

75) v. LENHOSSÉK, M., Beiträge zur Kenntnis der Zwischenzellen des Hodens. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1897.
76) — Ueber Flimmerzellen. Ergänz.-Heft z. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898
77) LILLIE, F. R., Centrosome and Sphere in the Egg of Unio. Zool. Bulletin, Vol. I, Boston 1898.
78) LOEB, J., On the Nature of the Process of Fertilization and the Artificial Production of Normal Larvae (Plutei) from the Unfertilized Eggs of the Sea Urchin. American Journ. of Physiol., Vol. III, 1899.
79) MAC FARLAND, F. M., Celluläre Studien an Mollusken-Eiern. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. An. u. Ont., Bd. X, 1897.
80) MEAD, A. D., The Origin and Behavior of the Centrosomes in the Annelid Egg. Journ. of Morph., Vol. XIV, 1898.
81) MEVES, F., Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1896.
82) — Zellteilung. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Jahrg. 1898.
83) MEYER, O., Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIX, N. F. Bd. XXII, 1895.
84) MORGAN, T. H., The Production of Artificial Astrosphaeres. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. III, 1896.
85) — The Action of Salt-Solutions on the Unfertilized and Fertilized Eggs of Arbacia, and of other Animals. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VIII, 1899.
86) MURRAY, J. A., Contributions to a Knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata. Zool. Jahrb., Abt. f. An. u. Ont., Bd. XI, 1898.
87) PFITZNER, W., Zur Kenntnis der Kernteilung der Protozoen. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1886.
88) RABL, C., Ueber Zellteilung. Anatom. Anz., Jahrg. 4, 1889.
89) — Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. III. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVII, 1899.
90) REINKE, F., Zellstudien, II. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.
91) — Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitz.-Ber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, Bd. XXX, 1895.
92) RÜCKERT, J., Zur Entwickelungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
93) SALA, L., Experimentelle Untersuchungen über Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1894.
94) SCHAUDINN, F., Ueber den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi. Sitz.-Ber. d. K. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Jahrg. 1896.
95) — Ueber die Teilung von Amoeba binucleata GRUBER. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, Jahrg. 1895.

96) Schaudinn, F., Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 1896.
97) Sobotta, J., Die Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L, 1897.
98) Strasburger, E. u. a., Cytologische Studien aus dem Bonner Botan. Institut. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897.
99) Van der Stricht, O., La Formation des deux Globules polaires et l'Apparition des Spermocentres dans l'Oeuf de Thysanozoon Brocchi. Arch. de Biol., T. 15, 1897.
100) Vejdovský, F., Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888.
101) — und Mrázek, Centrosom und Periplast. Sitz.-Ber. d. K. böhm. Ges. d. Wiss., 1898.
102) Waldeyer, W., Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.
103) — Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche med. Wochenschr., 1895.
104) — Befruchtung und Vererbung. Leipzig 1898.
105) Wilson, E. B., Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journ. of Morph., Vol. XI, 1895.
106) — The Cell in Development and Inheritance. New-York 1896.
107) — and Mathews, A. P., Maturation, Fertilization and Polarity in the Echinoderm Egg. Journ. of Morph., Vol. X, 1895.
108) Zeller, E. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Entwickelung der in unseren Batrachiern schmarotzenden Opalinen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX, 1877.
109) Ziegler, E. H., Experimentelle Studien über die Zellteilung I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VI, 1898.
110) Zimmermann, K. W., Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, 1898.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1—13. Schnitte durch Spermatocyten von Ascaris megalocephala. Pikrinessigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1200.

Fig. 1—6. Diffuse Entfärbung der Centrosomen zur Darstellung der Centriolen.

Fig. 7—10. Volle Schwarzfärbung der Centrosomen.

Fig. 7a. Spermatocyte I. Ordnung in Teilung nach E. Van Beneden (4, Planche XIXter, Fig. 17).

Fig. 11—13. Konzentrische Entfärbung der Centrosomen. Künstliche Centralkörper.

Fig. 14. Spermatozoen von Echinus microtuberculatus, in a—c voll gefärbt, in d—h konzentrisch entfärbt, h das Mittelstück in der Richtung der Spermatozoenachse gesehen. Vergr. ca. 2000.

Fig. 15. Fettähnliche Körperchen aus dem Ovarium von Echinus microtuberculatus mit konzentrischer Entfärbung des Eisenhämatoxylins.

Fig. 16. Schnitt durch eine Gruppe von Ascaris-Eiern. Nur die in verschiedener Höhe getroffenen Schalen sind gezeichnet. Eisenhämatoxylin. An den Berührungsstellen der Schalen bleiben bei der Entfärbung schwarze Flecken übrig.

Fig. 17. Schnitt durch ein Ei von Echinus microtuberculatus. Pikrinessigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 930. Körniger Zerfall der Centrosomen (plurikorpuskuläres Mikrocentrum nach M. Heidenhain).

Fig. 18. Schnitt durch eine Furchungszelle von Ascaris megalocephala. Pathologischer Zerfall des Centrosoms (plurikorpuskuläres Mikrocentrum nach M. Heidenhain).

Tafel II.

Fig. 19—26. Centrosomen und Sphären aus Ovocyten von Diaulula sandiegensis (nach F. MAC FARLAND). Vergr. ca. 1000.

Das innere Centrosom der I. Ovocytenspindel (Fig. 19) teilt sich (Fig. 20—26) in die beiden Centrosomen der II. Ovocytenspindel unter Bildung eines Netrums (Centralspindel).

Tafel III.

Fig. 27—36. Eier und primäre Blastomeren von Echinus microtuberculatus. Pikrinessigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1000.

Fig. 27. Stadium der Aequatorialplatte. Kugelige Centrosomen mit schwammiger Struktur.

Fig. 28. Tochterplatten. Die Centrosomen vergrößert.

Fig. 29. Tochterplatten weiter auseinandergerückt. Die Centrosomen noch größer und in der Richtung der Teilungsachse stark abgeplattet.

Fig. 30. Umwandlung des Centrosoms zur Scheibe.

Fig. 31. Scheibenförmige Centrosomen im Durchschnitt. Beginn der Kernbläschenbildung.

Fig. 32. Streckung des Eies. Aus den Chromosomen sind Gruppen von Kernbläschen entstanden. Die scheibenförmigen Centrosomen in beginnender Zweiteilung in, ausnahmsweise, zu einander senkrechten Richtungen. Entstehung der Doppelstrahlung in der alten Astrosphäre.

Fig. 33. Das Ei in Durchschnürung begriffen. Ruhende Kerne. Einem jeden angeschmiegt das langgestreckte Doppelcentrosom mit Doppelstrahlung.

Fig. 34. Das Ei in 2 Zellen geteilt. Das Doppelcentrosom lang über den gestreckten Kern hingezogen. Deutliche Doppelstrahlung.

Fig. 35. Entsprechendes Stadium in einem zum vorigen senkrechten Durchschnitt. Querschnitt durch den Verbindungsstiel des Doppelcentrosoms.

Fig. 36. Etwas späteres Stadium. In jeder Zelle 2 Tochtercentrosomen, in der linken noch durch einige Fasern verbunden.

Fig. 37a und b. Spermatocyte von Astacus fluviatilis. FLEMMING'sche Flüssigkeit. Boraxkarmin. Isolationspräparat. b gegen a um ca. 90° gedreht. Im Centrum der Zelle e i n Centrosoma. Die Chromosomen als Kugelschale um dasselbe angeordnet.

Fig. 38. Ei von Echinus microtuberculatus. Stück eines Schnittes senkrecht zur Teilungsachse. Ungewöhnliche Form der Centrosomenteilung. Vergr. ca. 1000.

Fig. 39. Desgleichen, etwas späteres Stadium. In jedem Tochtercentrosom 2 Centriolen sichtbar. Vergr. ca. 1000.

Fig. 40a—d. Vier Schnitte durch ein zweizelliges Stadium von Echinus microtuberculatus, um die verschiedenen Durchschnitte durch die Centrosomen zu zeigen. Vergr. ca. 540.

Tafel IV.

Eier und primäre Blastomeren von Echinus microtuberculatus. Pikrinessigsäure, Eisenhämatoxylin.

Fig. 41—48. Schnitte senkrecht zur Teilungsachse des Eies, das eine Centrosom enthaltend. Vergr. ca. 930.

Fig. 41. Scheibenförmiges Centrosom von der Fläche.

Fig. 42. Beginn der Zweiteilung.

Fig. 43 und 44. Deutlich ausgeprägte Zweiteilung. Die Platte geht in eine diffuse Hantel über. Doppelstrahlung innerhalb der alten Sphäre.

Fig. 45. Das hantelförmige Centrosom kleiner und dichter geworden.

Fig. 46 und 47. Streckung desselben mit immer stärker ausgeprägter Doppelstrahlung.

Fig. 48. Die Endanschwellungen an entgegengesetzten Enden über den gestreckten Kern hinausragend; der Mittelteil in Auflösung. Die alte Sphäre fast erloschen.

Fig. 49—53. Schnitte, welche die alte Zellteilungsachse enthalten, zugleich in der Richtung der Streckung und Teilung des Centrosoms.

Fig. 49. Deutliche Zweiteilung des scheibenförmigen Centrosoms mit sehr gut ausgeprägter Doppelstrahlung. Vergr. ca. 1000.

Fig. 50. Verkleinertes hantelförmiges Centrosom, im Begriff, sich dem entstehenden Kern anzulegen. Vergr. ca. 930.

Fig. 51. Das hantelförmige Centrosom dem Kern angeschmiegt. Vergr. ca. 930.

Fig. 52. Streckung des hantelförmigen Centrosoms, so daß die Enden an opponierte Seiten des Kernes zu liegen kommen. Sowohl die Enden als der Verbindungsstiel in einigem Abstand vom Kerne. Vergr. ca. 1000.

Fig. 53. Ungewöhnliche Stiftform der Tochtercentrosomen, die noch durch einen über den Kern laufenden Strang verbunden sind. Vergr. ca. 930.

Fig. 54. Ei in Metakinese. Die Centrosomen durch und durch schwarz gefärbt. Vergr. ca. 1000.

Fig. 55a. Ovocyte II. Ordnung. Links oben die II. Richtungsspindel, neben dem Ei der I. Richtungskörper. Im entgegengesetzten Pole der gedrehte Spermakern; davor das Mittelstück mit Strahlung. Vergr. ca. 1000.

Fig. 55b. Ein Stück des gleichen Schnittes, stärker vergrößert. Vergr. ca. 2000.

Tafel V.

Fig. 56—70. Eier und primäre Blastomeren von Echinus microtuberculatus. Pikrinessigsäure, Eisenhämatoxylin. Darstellung der Centriolen. Vergr. ca. 930.

Fig. 56. Stadium der Aequatorialplatte. Centrosomen sehr blaß. In jedem 2 Centriolen.

Fig. 57. Tochterplatten soeben völlig von einander gelöst. Centrosomen größer und stärker färbbar. In jedem 2 Centriolen.

Fig. 58. Tochterplatten weit auseinandergewichen. Die stark vergrößerten Centrosomen in der Richtung der Teilungsachse abgeplattet, körnig und sehr stark färbbar. In jedem 2 durch ein Fädchen verbundene Körnchen als Centriolen zu deuten.

Fig. 59. Etwas späteres Stadium. Umbildung der Chromosomen zu Kernbläschen. Das Präparat ist sehr stark entfärbt. In jeder Sphäre ein auf der Teilungsachse senkrechtes Fädchen mit schwarzen Körnchen an den Enden (Centriolen).

Fig. 60. Schnitt senkrecht zur Teilungsachse. Stadium zwischen dem der Fig. 57 und dem der Fig. 58. Centrosom noch kreisförmig begrenzt; 2 durch ein Fädchen verbundene Centriolen.

Fig. 61. Schnitt wie der der Fig. 58, stärker entfärbt. In dem gestreckten Centrosom eine Aufhellung, in der ein in der Längsrichtung verlaufendes Fädchen mit Centriolen an den Enden sehr deutlich hervortritt.

Fig. 62. Gleiches Stadium, Schnitt senkrecht zur Teilungsachse. Die beiden Centriolen mit ihrem Verbindungsfädchen sehr deutlich.

Fig. 63. Abstoßung des „Centrodeutoplasma". Die Centriolen mit ihrem Verbindungsfädchen jederseits zu erkennen. Kleine kugelige Kernbläschen gebildet.

Fig. 64. Etwas späteres Stadium. Die Kernbläschen größer. Hantelförmige Centrosomen mit Doppelstrahlung in der alten Sphäre.

Fig. 65. Gleiches Stadium, sehr stark entfärbt. Das hantelförmige Doppelcentrosom tritt sehr klar heraus; in der einen Anschwellung das Centriol deutlich, in der anderen dunkler gefärbten weniger gut hervortretend.

Fig. 66. Zweizellen-Stadium. In jeder Blastomere ein noch kleiner Kern. Die hantelförmigen Centrosomen völlig ungefärbt, dem Kern angeschmiegt, der in gleicher Richtung gestreckt ist. In jeder Anschwellung ein Centriol.

Fig. 67. Gleiches Stadium. Schnittrichtung senkrecht zu der der Fig. 66. Die beiden Centriolen einer jeden Blastomere liegen unter einander und sind nur bei verschiedener Einstellung sichtbar.

Fig. 68. Zweizellen-Stadium. Kerne gewachsen. Die Tochtercentrosomen mit je einem Centriol weiter am Kern auseinandergerückt.

Fig. 69. Späteres Stadium. Die Schwestercentrosomen an opponierten Kernseiten. In jedem bereits 2 Centriolen erkennbar.

Fig. 70. Kerne in Auflösung. Spindelbildung im Gange. In 3 der 4 Centrosomen 2 Centriolen erkennbar.

Fig. 71. Spermakopf im Ei mit seiner Sphäre. Im Centrum derselben blasses, längliches Centrosom mit 2 Centriolen. Vergr. ca. 2000.

Fig. 72. Desgleichen, etwas älter.

Tafel VI.

Fig. 73—89. Eier und primäre Blastomeren von Ascaris megalocephala bivalens. Alkohol-Essigsäure. Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 1400. In Fig. 74—87 volle Schwarzfärbung der Centrosomen, in Fig. 73, 88 und 89a und b konzentrische Entfärbung verschiedenen Grades. Die Figuren repräsentieren den Centrosomen-Cyklus von einem bestimmten Stadium der Mutterzelle bis zu dem gleichen Stadium der Tochterzelle und s o l l e n b e s o n d e r s d e n W e c h s e l i n d e r G r ö ß e u n d G e s t a l t d e r C e n t r o s o m e n i l l u s t r i e r e n.

Fig. 73. Ei mit fast fertiger Aequatorialplatte. Die kugeligen Centrosomen entfärbt bis auf ein kleines Pünktchen, das in seiner Größe ungefähr dem Centriol entspricht.

Fig. 74. Aequatorialplatte. Volle Schwarzfärbung der Centrosomen. Das linke zeigt die charakteristische Kegelform mit nach außen gerichteter Basis.

Fig. 75. Ei gestreckt. Weit entfernte Tochterplatten. Die Centrosomen zu bikonvexen Scheiben abgeplattet.

Fig. 76. Ei in Durchschnürung. Centrosom stark abgeplattet, es läßt sich ein mittlerer Bereich von einem Ringwulst unterscheiden, was im optischen Schnitt das Bild dreier Anschwellungen hervorruft.

Fig. 76a. Kopie der Fig. 8 (Pl. I) von Van Beneden und Neyt (5).

Fig. 77. Primäre Blastomere. Kernbläschen noch nicht gebildet. Centrosom wieder annähernd kugelig, aber gegen das der Fig. 74 sehr beträchtlich kleiner geworden.

Fig. 78. Desgleichen, etwas späteres Stadium. Junger Kern, Centrosom weiter verkleinert.

Fig. 79. Desgleichen, noch später. Großer ruhender Kern. Centrosom abermals kleiner geworden.

Fig. 80. Desgleichen. Centrosom noch kleiner, in Teilung begriffen.

Fig. 81. Desgleichen. Zwei noch nahe benachbarte Tochtercentrosomen, durch ein feines Fädchen verbunden. Um jedes die umgebenden Teile der kleinen alten Sphäre neu centriert.

Fig. 82. Desgleichen. Schwestercentrosomen weiter entfernt. Sie sind gewachsen, ebenso die Sphären.

Fig. 83. Desgleichen. Schwestercentrosomen weiter auseinandergerückt, stärker gewachsen, ebenso die Sphären.

Fig. 83a. Kopie der Fig. 9 (Pl. I) von Van Beneden und Neyt (5).

Fig. 84. Primäre Blastomere. Die Schwestercentrosomen abermals vergrößert und weiter von einander entfernt. Die beiden größer gewordenen Sphären vollständig von einander getrennt.

Fig. 85. Desgleichen. Die beiden mächtig entfalteten Sphären im Begriff, den Kern zwischen sich zu fassen. Die Centrosomen bedeutend gewachsen. Deutliche Mark- und Rindenschicht der Sphäre.

Fig. 86. Desgleichen. Die Centrosomen an entgegengesetzten Seiten des Kernes. Sie haben das Maximum ihrer Größe erreicht. Ihre Peripherie bereits diffus entfärbt. Deutliche hellere Markschicht der Sphäre.

Fig. 87. Desgleichen. Fertige Teilungsfigur. Centrosomen bereits etwas kleiner geworden.

Fig. 88. Desgleichen. Fertige Teilungsfigur. Centrosomen konzentrisch entfärbt.

Fig. 89. Desgleichen, Konzentrische Entfärbung der Centrosomen, in a ist die Schwarzfärbung auf einen noch ziemlich ansehnlichen, in b nach abermaliger Entfärbung auf einen kleinen Punkt reduziert. Auch die Chromosomen erleiden hierbei eine scheinbare Verkleinerung.

Fig. 90. Lebende Blastomere des Vierzellenstadiums von Ascaris meg., unmittelbar vor der Teilung, in der Richtung der Teilungsachse gesehen. In der Mitte das Centrosom erkennbar, von Strahlung umgeben.

Fig. 91. Desgleichen; 2 Centrosomen opponiert am Kernbläschen.

Tafel VII.

Fig. 92—97a. Primäre Blastomeren von Ascaris megalocephala bivalens. Alkohol-Essigsäure; Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 2000. Die Figuren zeigen die Teilung des Centrosoms und das erste Anwachsen der Tochtercentrosomen.

Fig. 92. Jüngstes von mir beobachtetes Stadium einer Verdoppelung in dem noch einheitlichen Centrosom.

Fig. 93. Aehnliches Stadium. Das Centrosom durch eine helle Furche verdoppelt.

Fig. 93a. Centrosom des in Fig. 80 (Taf. VI) dargestellten Schnittes schematisch in willkürlicher Vergrößerung.

Fig. 94. Die beiden Schwestercentrosomen beginnen auseinanderzurücken. Ein blasser Strang zwischen ihnen erkennbar.

Fig. 95. In der linken Blastomere die Centrosomen noch nahe benachbart mit deutlichem Verbindungsstrang. Sie sind gegenüber denen der Fig. 94 bereits etwas gewachsen. In der rechten Blastomere sind die Schwestercentrosomen bereits weiter entfernt und dementsprechend beträchtlich gewachsen, um jedes auch bereits eine deutliche Strahlung differenziert.

Fig. 96. Aehnliches Stadium wie in der linken Zelle der Fig. 95. Feines Fädchen zwischen den Schwestercentrosomen.

Fig. 97. In der linken Blastomere die Tochtercentrosomen etwas weiter von einander entfernt als in Fig. 96. Sie sind dementsprechend gewachsen, das Verbindungsfädchen geschwunden. Es beginnen sich Radien auf die beiden Centrosomen einzustellen. — In der rechten Blastomere sind die Schwestercentrosomen bereits weiter von einander entfernt (das eine, hell gezeichnete, liegt bedeutend tiefer) und demgemäß größer; die Strahlungen sehr gut ausgebildet.

Fig. 97a. Schwestercentrosomen ähnlich wie in den linken Blastomeren der Fig. 95 und 96. Der Verbindungsstrang winkelig gebogen und im Winkel ein kleines Korn.

Fig. 98. Primäre Blastomere von Ascaris megalocephala in Teilung. Das entfärbte Centrosom stark abgeplattet (vergl. Fig. 75, Taf. VI vom Ei); 2 Centriolen sichtbar. Vergr. ca. 2000.

Fig. 99. Primäre Blastomere von Ascaris meg. Abnorm lang nachweisbare Brücke zwischen den Schwestercentrosomen. Vergr. ca. 2000.

Fig. 100. Durchschnitt durch Sphäre und Centrosom aus einem Ei von Ascaris meg. senkrecht zur Spindelachse. Stadium wie Fig. 75 (Taf. VI) und Fig. 103 (Taf. VIII). Vergr. ca. 2000.

Tafel VIII.

Fig. 101. Stark vergrößerte Kopie der Fig. 2 (Pl. VI) von Van Beneden und Neyt (5).

Fig. 102 — 109. Eier und primäre Blastomeren von Ascaris meg. bivalens. Alkohol - Essigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 2000. Darstellung der Centriolen.

Fig. 102. Stadium der Aequatorialplatte. In jedem Centrosom 2 Centriolen nachweisbar.

Fig. 103. Tochterplatten noch nahe benachbart. Abplattung des Centrosoms; 2 Centriolen.

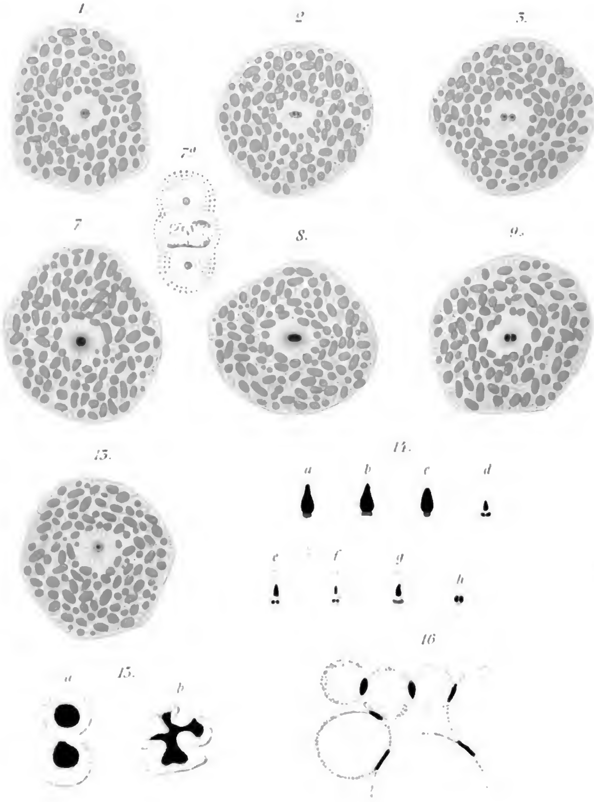
Fig. 104. Etwas späteres Stadium; 2 Centriolen.

Fig. 105—108. Primäre Blastomeren in verschiedenen Stadien der Kernrekonstruktion bis zu voller Ruhe. Ueberall 2 Centriolen in dem noch einfachen Centrosom.

Fig. 100. Primäre Blastomere mit fast fertiger Aequatorialplatte. In jedem Centrosom 2 Centriolen.

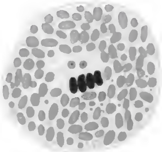
Fig. 110 und 111a—c. Zellen aus Embryonen verschiedenen Alters von Ascaris megalocephala, um die Größe der Centrosomen zu zeigen. Vergr. ca. 2000.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2052

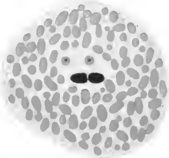


Boveri, Zellen-Studien IV.

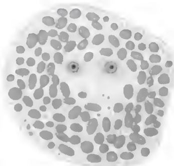
4.



5.



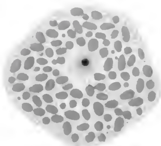
6.



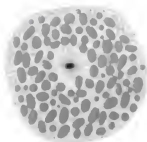
10.



11.



12.

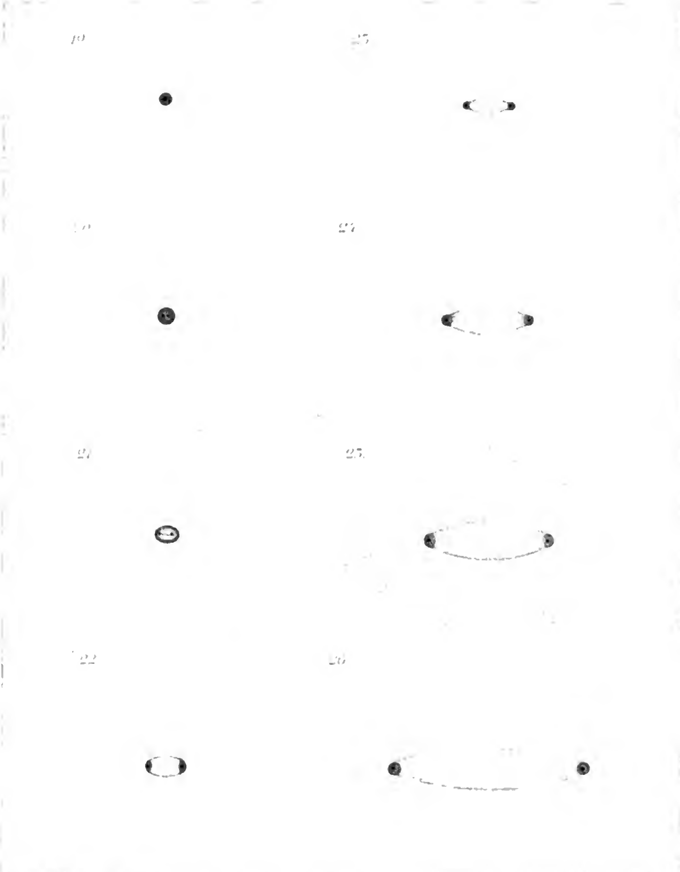


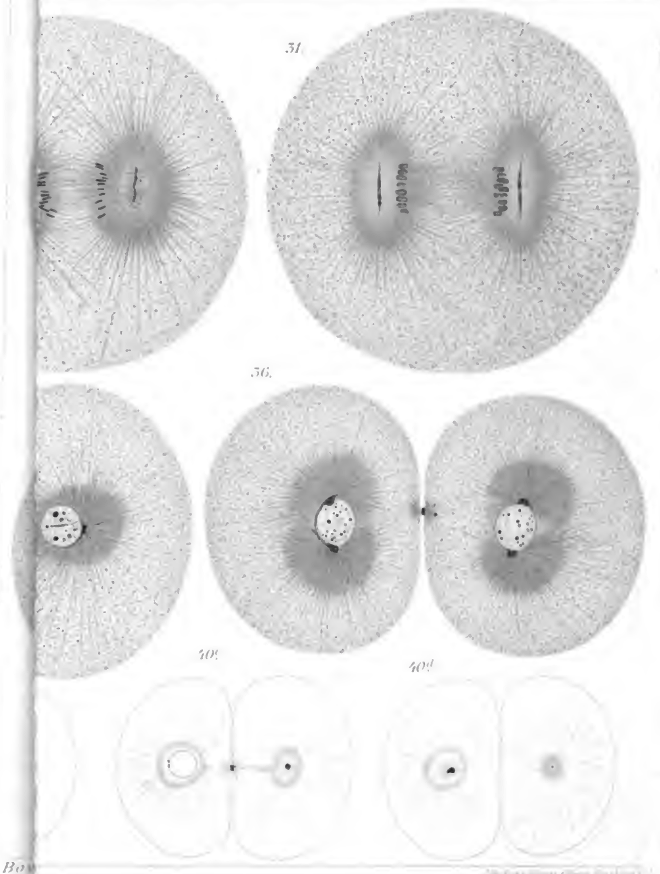
17.



18.



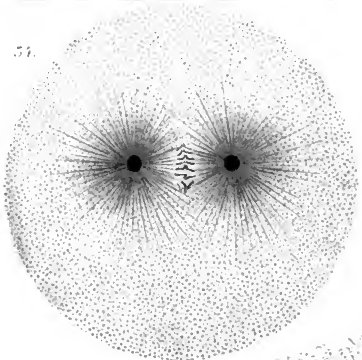

19
23
20
24
21
25
22
26



Bov

Taf. IV.

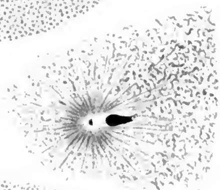
54.



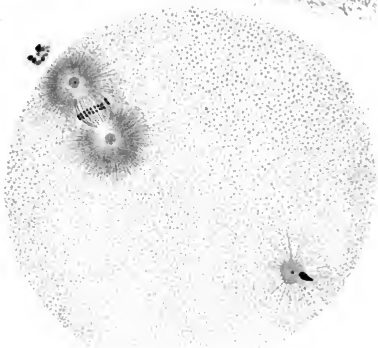
55.



55b

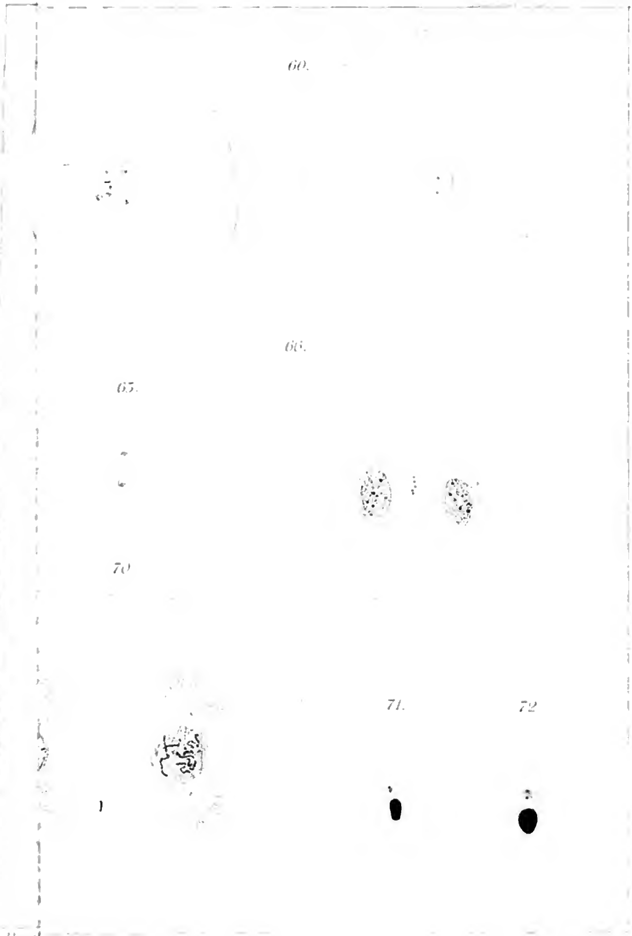


55a

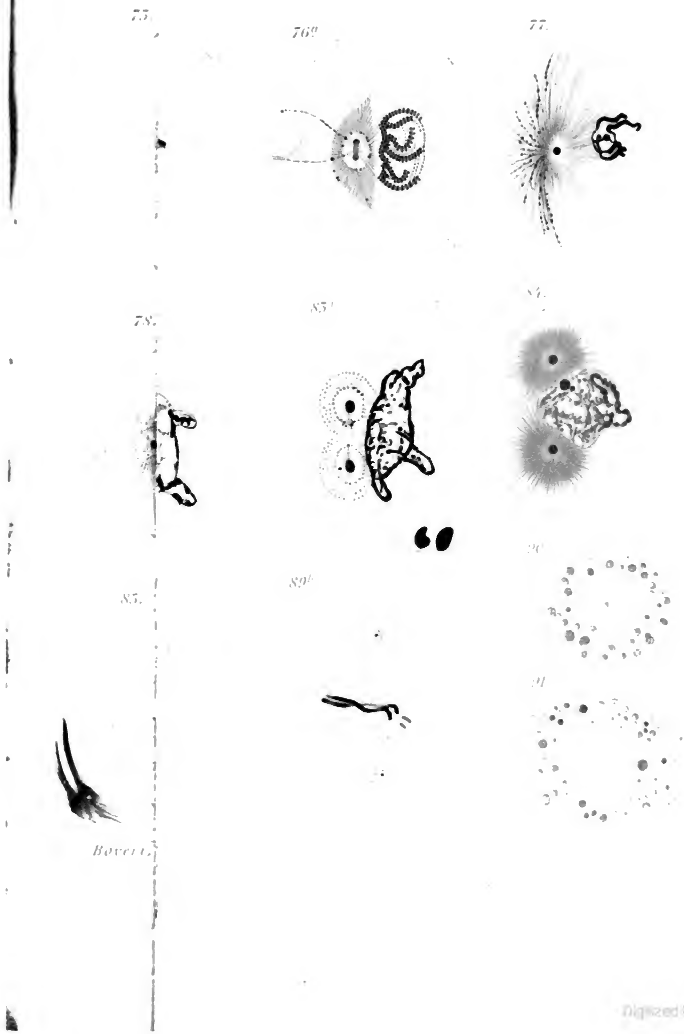




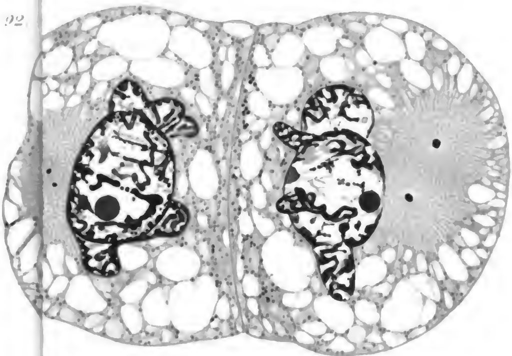
Boveri

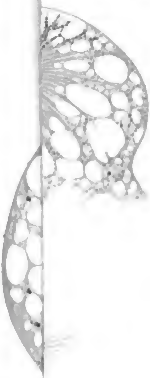

60.
66.
65.
70
71.
72

Taf. VI.

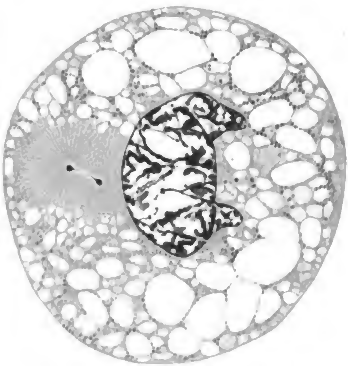


92.



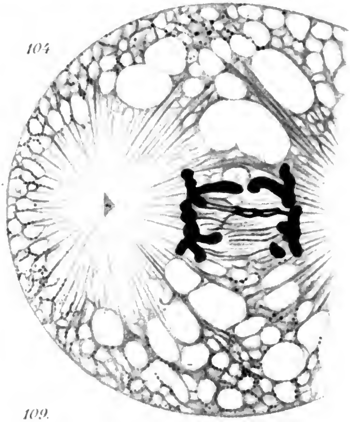


99.



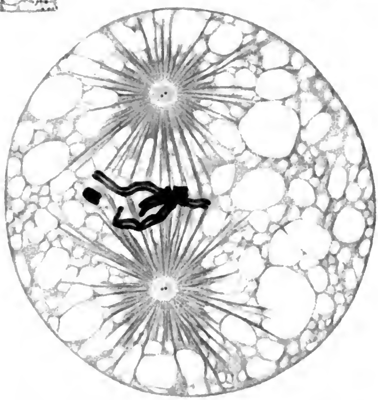


104.

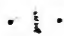




109.



110.



111.



a

b

c

Bover

This book may be kept

FOURTEEN DAYS

A fine of TWO CENTS will be charged for each day the book is kept overtime.